

Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity v Brně

FYZIOLOGICKÁ EKOLOGIE ROSTLIN

Souhrny z přednášek předmětu Bi7570

**Určeno jako pomocný studijní materiál pro studenty navštěvující
uvedenou přednášku.**

**Použití pro jiné účely je možné jen se souhlasem autora
(Jan Gloser)**

Základní termíny, jednotky a vztahy při hodnocení radiačního režimu rostlin

Zářivá energie (*radiant energy*) se měří jako jiné formy energie v joulech (**J**).

Rychlost toku zářivé energie (*radiant flux*) se vyjadřuje v J s^{-1} (= watt, **W**)

Hustota zářivého toku (*radiant flux density*) v $\text{J s}^{-1}\text{m}^{-2}$ (= **W m⁻²**)

Ozářenost (*irradiance*) = tok zářivé energie dopadající na jednotku plochy (např. listů nebo porostu, **W m⁻²**)

Ozáření (*irradiation*, dávka či suma záření) = celkové množství zářivé energie, které dopadlo na určitou strukturu či jednotku její plochy (např. listu, porostu) za jistou dobu (např. za den, za vegetační období, atd.) .

Uvedené charakteristiky se mohou měřit také jen v úzce vymezených spektrálních oblastech, např. pro oblast fotosynteticky aktivního záření, 400-700 nm, (ta se prakticky kryje s rozsahem vlnových délek viditelných lidským okem = **světlo**). V technických oborech (osvětlovací technika) se množství světla měří také v **luxech** (odvozují se od citlivosti lidského oka s maximem v zelené, 555 nm), v biologii však tyto jednotky nepoužíváme !

Základní termíny, jednotky a vztahy při hodnocení radiačního režimu rostlin (2)

Pro úzké spektrální oblasti lze ozáření vyjadřovat i **množstvím kvant záření** (= fotonů) dopadajících na jednotku plochy za sekundu. Energie obsažená v 1 fotonu je závislá na jeho vlnové délce podle vztahu:

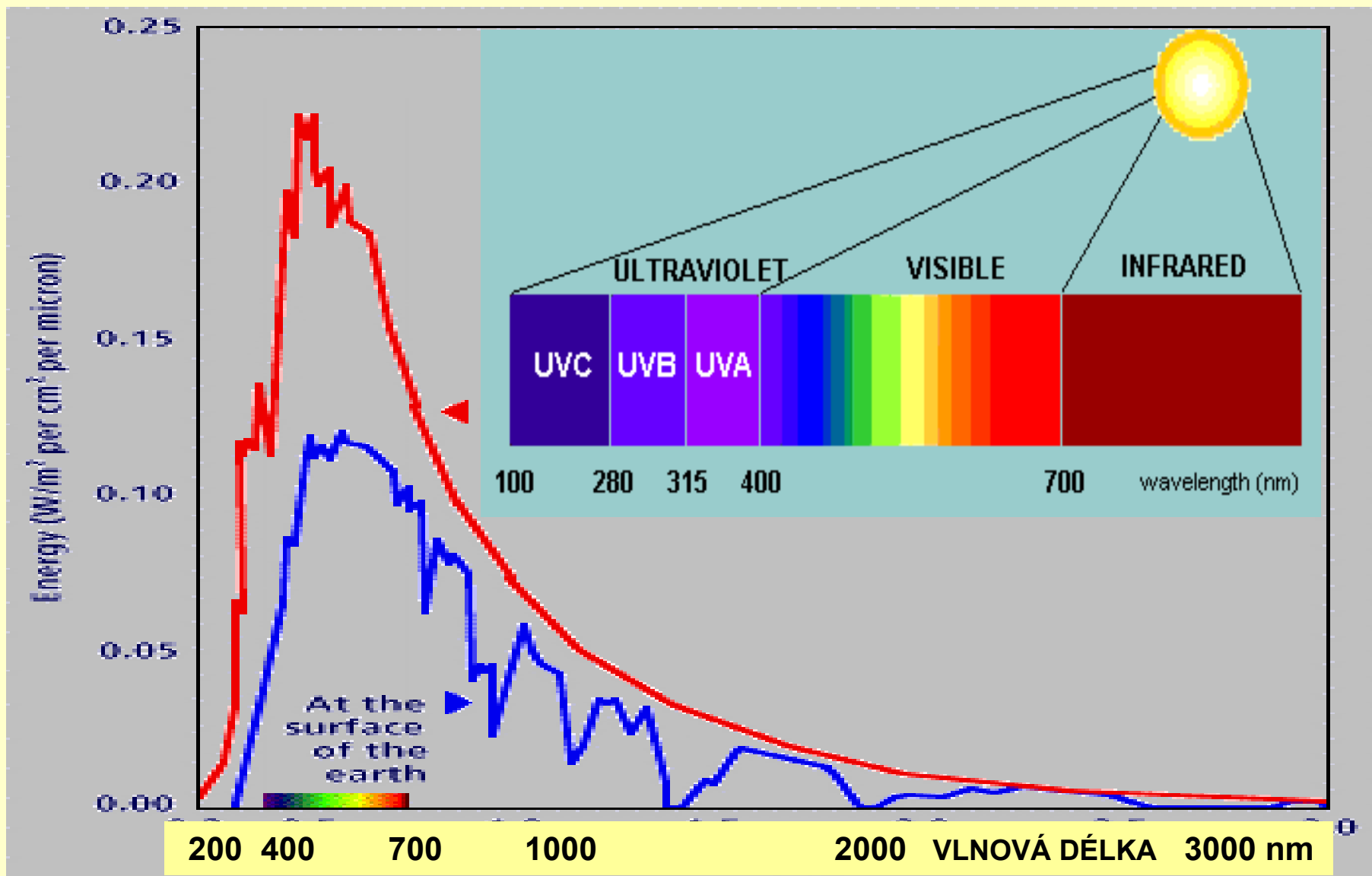
$$\text{energie fotonu (J)} = h \cdot c / \lambda$$

kde h = Planckova konstanta, c = rychlost světla, a λ = vlnová délka (např. 1 mol fotonů modrého světla má energii 260 J, červeného jen 200 J)
Pro přibližný přepočítání v oblasti fotosynteticky aktivního záření (400-700 nm) lze použít:

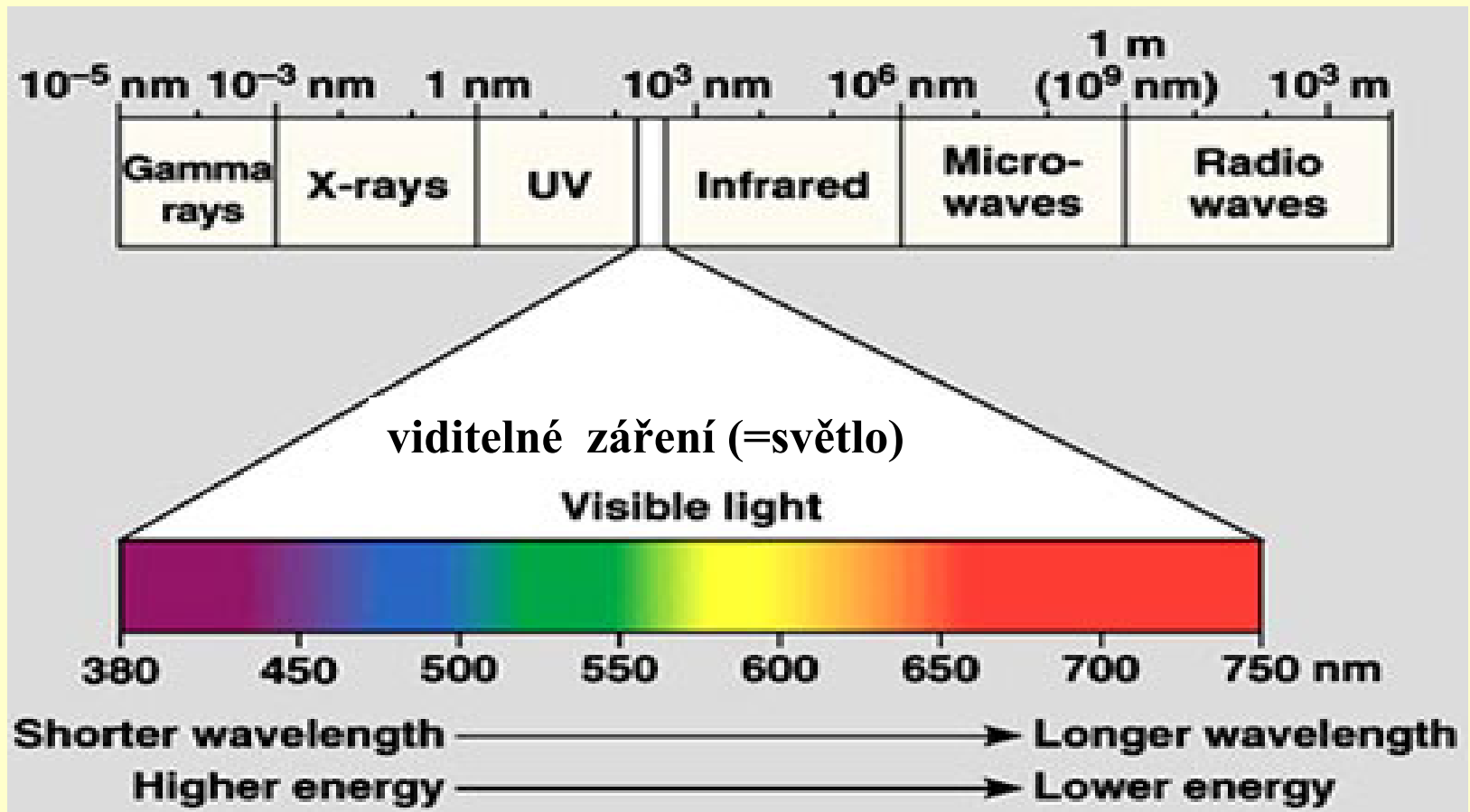
$$1 \text{ W m}^{-2} \sim 4,6 \text{ } \mu\text{mol (fotonů) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

Kvantové jednotky jsou přednostně používány při studiu fyziologických procesů, energetické jednotky pak hlavně v mikroklimatických studiích.

Spektrální charakteristiky slunečního záření



Sluneční záření jako primární zdroj energie pro fotosyntézu



Obsah energie (E) v jednom kvantu záření (= fotonu) závisí na vlnové délce (ν):

$$E = h \nu \quad [h = \text{Planckova konstanta, } 6,626 \cdot 10^{-34} \text{ J s}]$$

Základní charakteristiky slunečního záření

Hustota zářivého toku nad zemskou atmosférou je přibližně 1360 W m^{-2} (= solární konstanta),

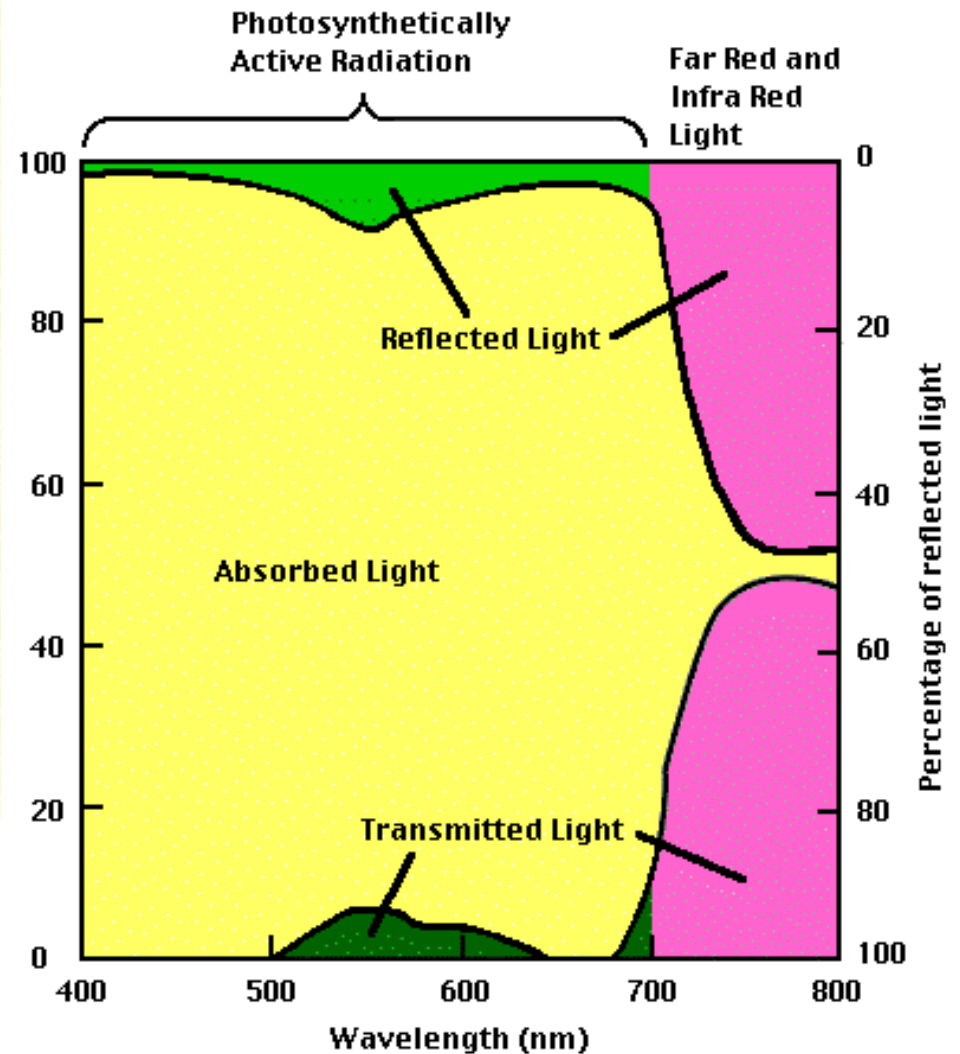
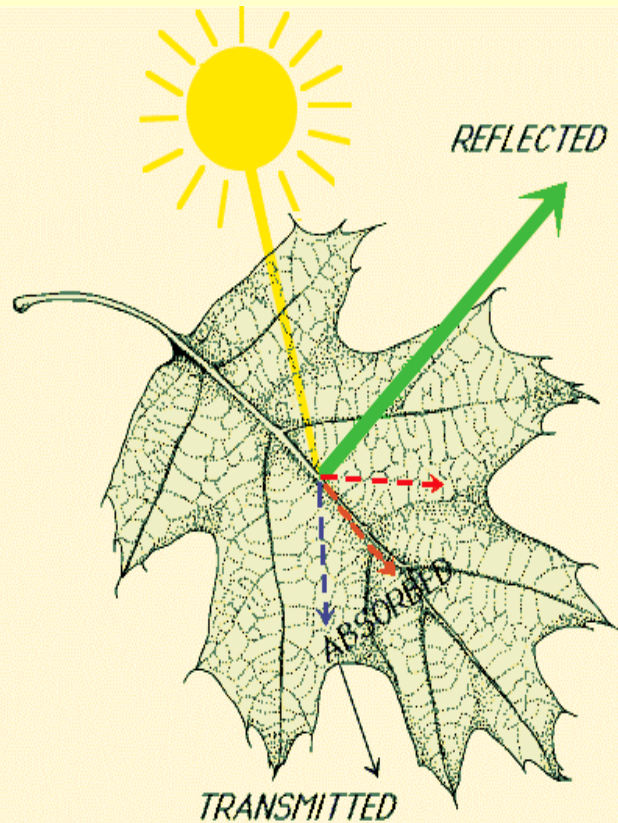
Na zemský povrch za bezmračného dne proniká asi 1000 W m^{-2} ,

Denní suma záření (za jasného letního dne) může být až 40 MJ m^2 .

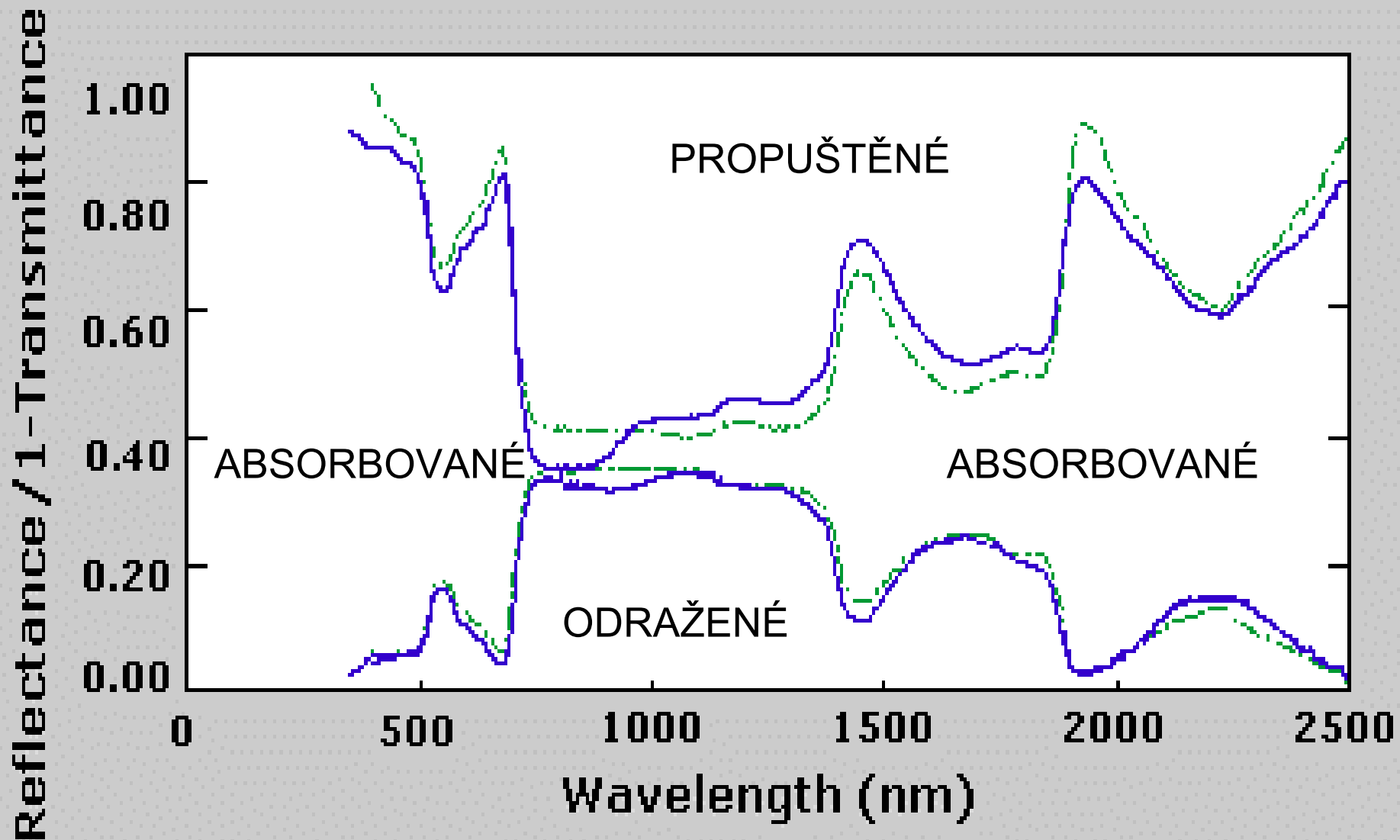
Na **spektrální oblast fotosynteticky aktivního záření** (FAR) připadá asi jedna polovina z celkového dopadajícího záření. Maximální hodnoty ozáření pro FAR jsou tedy přibližně 500 W m^{-2} (v kvantových jednotkách $2300 \mu\text{mol (fotonů) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Za zamračeného počasí to bývá jen $100 - 300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ve formě difusního (rozptýleného) záření celé oblohy.

Za jasných dnů sice převažuje přímé sluneční záření, ale **difusní složka** je také významná ($30-50 \%$ z celkového záření).

Změny toku záření po dopadu na listy rostlin



Selektivní absorpce záření v listech



Radiační režim v porostech rostlin

Ozářenost jednotlivých listů v porostu je závislá nejen na hustotě zářivého toku dopadajícího na porost, ale i:

- na hustotě porostu, kterou obvykle posuzujeme pomocí indexu listové plochy (**leaf area index, LAI**, velikost celkové plochy listů na jednotce plochy porostu, „m² · m⁻²“),
- na optických vlastnostech listů (odrazivost, pohltivost, propustnost),
- na prostorové orientaci jednotlivých listů vzhledem ke zdroji záření (a tudíž i na poloze slunce na obloze).
- na poměru mezi difusní a přímou složkou záření.

Rozdíly ve schopnosti různých porostů s tímtež LAI zadržovat záření pronikající do porostu se obvykle vyjadřují pomocí extinkčních koeficientů, **K** (zvláště pro přímou a zvláště pro difusní složku):

$$K = \ln(I_0 / I) / LAI$$

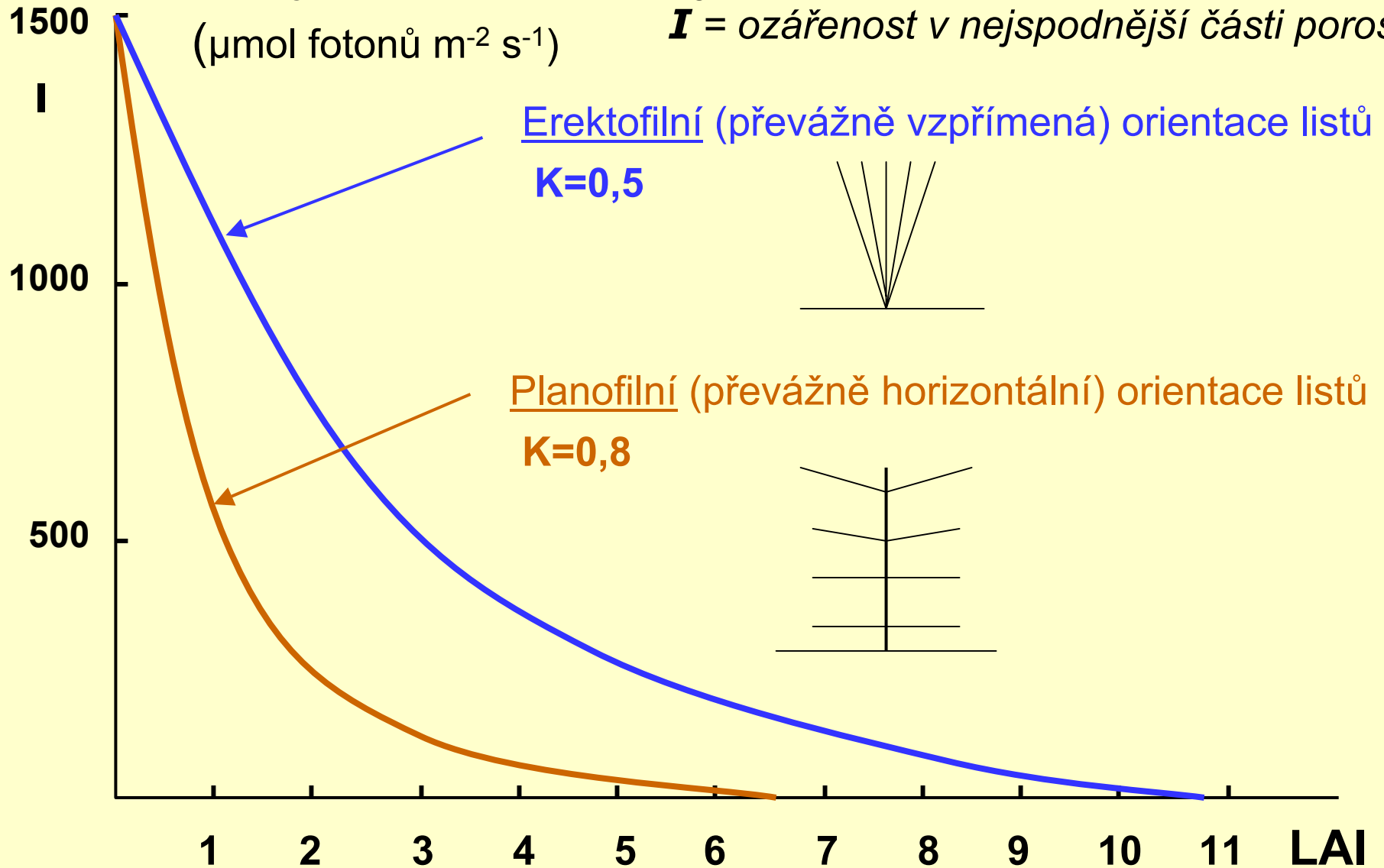
Kde: I_0 = ozářenost v horizontální rovině nad porostem,
 I = ozářenost půdy pod porostem.

Příklad rozdílů v průniku záření u porostů s odlišnou orientací listů a při stoupající hustotě

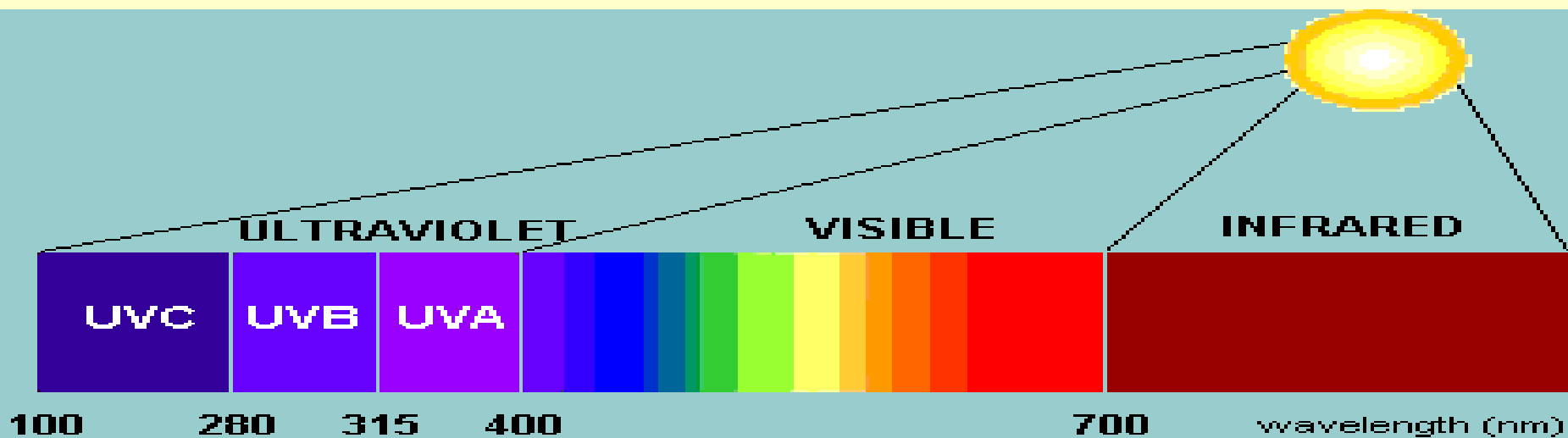
$$I = I_0 \cdot e^{-K \cdot LAI}$$

($\mu\text{mol fotonů m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

I_0 = ozáření vrchní části porostu
 I = ozáření v nejspodnější části porostu



Hlavní účinky jednotlivých částí spektra slunečního záření na rostliny



Silná absorpce v celé řadě organických látek (včetně proteinů, DNA, RNA, fytohormonů ...) spojená s jejich destrukcí (hlavně fotooxidací).

UV-A má i informační účinek.

Silná absorpce v asimilačních pigmentech (zdroj metabolické energie).

Destrukční účinek na fotosyntetický aparát (při nadbytku záření).

Informační účinek po absorpci v pigmentech typu fytochromu a kryptochromu

Slabá absorpce ve většině složek biomasy spojená s přeměnou na teplo (možné destrukční účinky přehřátím)

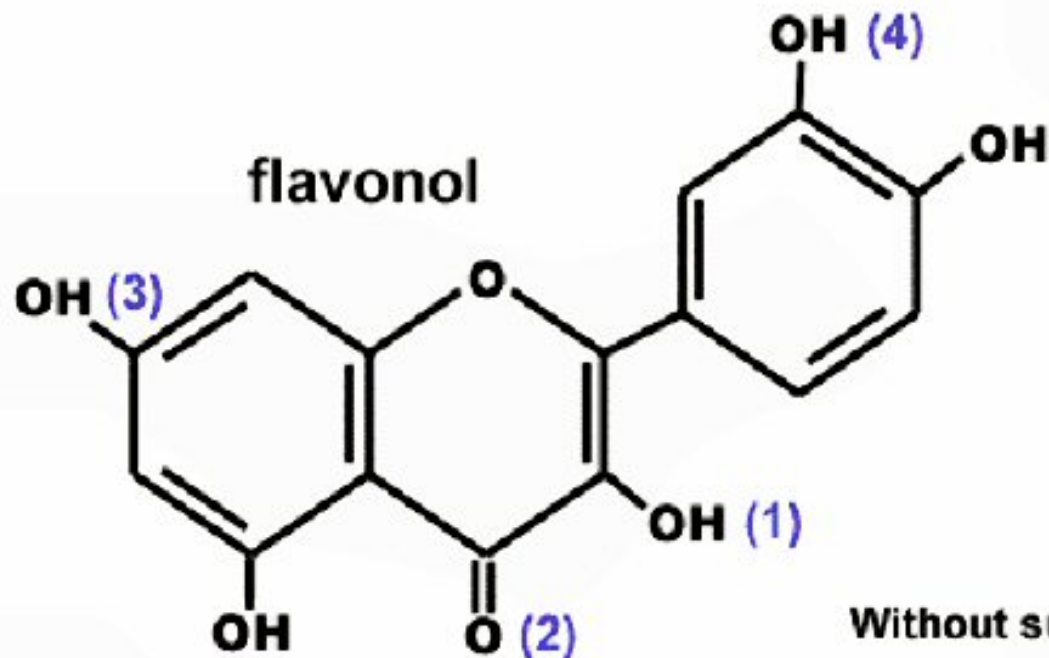
Destrukční působení ultrafialového záření (UV-B) na procesy v buňkách rostlin

- ***poškození nukleových kyselin*** (zejména tvorbou dimerů thyminu, nejcitlivější reakce!),
- ***poškození proteinů*** (fotooxidace thyrosinu a tryptofanu, štěpení disulfidických můstků, rozpad terciární struktury),
- ***poškození fotosyntetického aparátu*** (zejména reakčního centra ve fotosystému II a plastochinonů).
- ***poškození (fotooxidace) fytohormonů*** - hlavně ***auxinů***

Indukované ochranné mechanismy:

- Tvorba specifických enzymů ***fotolyáz***, které opravují poškozené nukleové kyseliny (štěpí vznikající dimery thyminu). Je indukovaná přítomností záření **UV-A**, ne přímo **UV-B**!
- Tvorba sekundárních metabolitů absorbujících UV záření (**UV-filtry** – hlavně flavonoidy a jiné fenolické sloučeniny).

Flavonoidy jsou v rostlinách nejčastějšími UV-filtry



The Structure Of A Flavonoid:

Phenolic compounds composed of three benzene rings with hydroxyl (OH) groups.

Without sugar, molecule called an aglycone.

1. Remove the OH at (1): flavone
2. Replace (OH) at (1) with 3rd ring: isoflavone
3. Replace the O at (2) with an H: anthocyanin
4. Replace the OH at (3) with glucose; remove OH at (4); remove OH at (1): glucoside (glycoside if exact sugar is not specified)



Celkové hodnocení významnosti UV-záření jako vnějšího faktoru ovlivňujícího rostliny

- Rostliny trvale rostoucí na přírodních stanovištích jsou poměrně dobře adaptovány k běžným dávkám UV-B záření, kterým jsou vystaveny.
- Zvýšení dávek UV-B záření nad současnou úroveň v případě očekávaného zeslabení ozónové vrstvy by mělo jen velmi malý dopad na rostliny.
- Kromě ochranných mechanismů na buněčné úrovni (konstitutivních i indukovatelných) mají rostliny možnost omezovat příjem UV-B záření i na orgánové úrovni (např. zvýšením jejich reflektance, orientací v prostoru aj.)

Fotoinhibice fotosyntézy

Hlavní příčiny vzniku fotoinhibice

- Při nedostatečné rychlosti odvodu elektronů z fotosystému II (např. v důsledku hromadění nevyužitých produktů primárních procesů fotosyntézy, ATP a NADPH) zůstávají všechny přenašeče elektronů redukované a nejsou tedy schopny přijímat elektron, který je předáván z chlorofylu P680 na feofytin.
- Rekombinací náboje mezi oxidovaným chlorofylem P680 a redukováným feofytinem dojde k přechodu molekuly P680 do tripletního stavu.
- Následnou reakcí tripletního chlorofylu s běžným (tripletním) kyslíkem vzniká vysoce reaktivní singletní kyslík. Ten pak může způsobit poškození součástí elektrontransportního řetězce ve fotosystému II a poškození vlastního proteinu D1.

Hlavní mechanismy chránící fotosyntetický aparát před poškozením nadměrným zářením

Přesun vnějších antén od fotosystému II k fotosystému I

Vysoce redukovaný stav plastochinonů a cytochromového komplexu za nadměrné ozáření listu je signálem pro aktivaci LHCI proteinkinázy a tím i k fosforylaci anténních proteinů a ke ztrátě jejich vazby na fotosystém II.

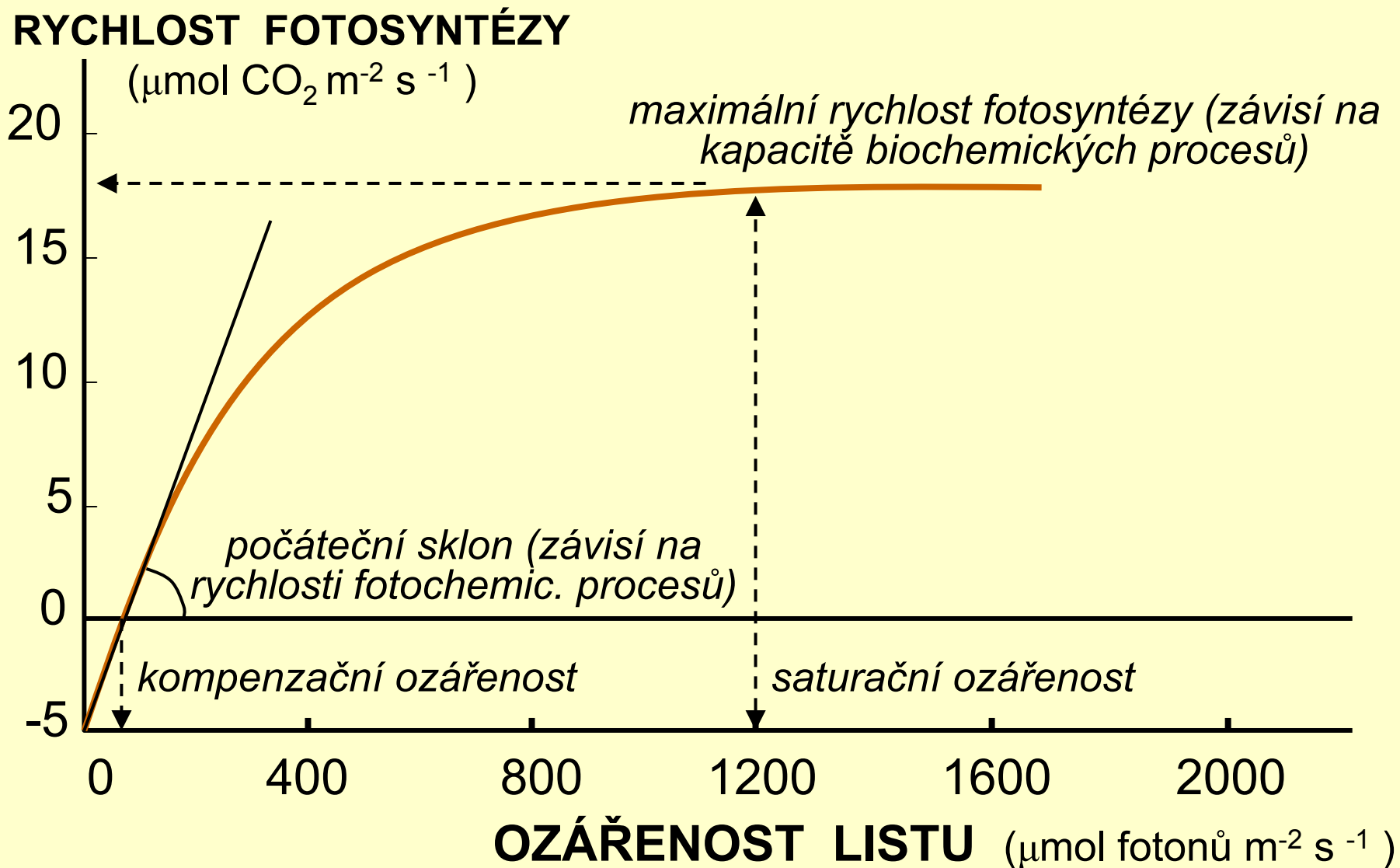
Xanthofylový cyklus (tvorba zeaxanthinu z violaxanthinu)

Velký rozdíl v pH mezi vnější a vnitřní stranou thylakoidu za nadměrné ozáření listu (hromaděním vodíkových iontů uvnitř thylakoidů) je signálem pro aktivaci deepoxidázy a tím i ke konverzi violaxanthinu na zeaxanthin. Zeaxanthin převádí excitační energii pouze na tepelnou. Celá reakce je velmi rychlá a snadno vratná.

Alternativní transport elektronů z feredoxinu na kyslík

a následný rozklad vznikajícího superoxidu pomocí *askorbát- glutationového cyklu*.

Závislost rychlosti čisté fotosyntézy (= příjmu CO_2) na ozáření listu – „světelná křivka“ fotosyntézy



Studium fotosyntetické a produkční aktivity celých porostů

Metodické přístupy:

- ◆ Destruktivní (odběrové) metody
- ◆ Měření výměny plynů (pomocí průhledných krytů či volném vzduchu)
- ◆ Pomocí výpočtů (modelové syntézy) z funkčních a strukturních charakteristik jednotlivých listů

Proč se provádí:

- ◆ Stanovení rozdílů v produkčních schopnostech různých typů porostů (v závislosti na druhovém složení, fenologickém stádiu ...)
- ◆ Stanovení reakcí celého porostu na měnící se vnější podmínky (včetně stanovení hlavních vnějších faktorů limitujících produkci)
- ◆ Predikce chování porostu za možných změn vnějšího prostředí
- ◆ Stanovení způsobu optimalizace funkčních a strukturních parametrů porostu (hlavně pro maximalizaci produkce zemědělských plodin)

Obvyklé aklimační reakce rostlin na nízkou ozářenost

↑ = zvýšení, ↓ = snížení

Strukturní znaky:

Podíl hmotnosti listů z hmotnosti celé rostliny ↑

Tloušťka listů ↓

Hustota průduchů ↓

Počet a velikost chloroplastů v buňkách ↑

Obsah enzymů biochemických procesů fotosyntézy na jednotku plochy listu ↓

Funkční znaky:

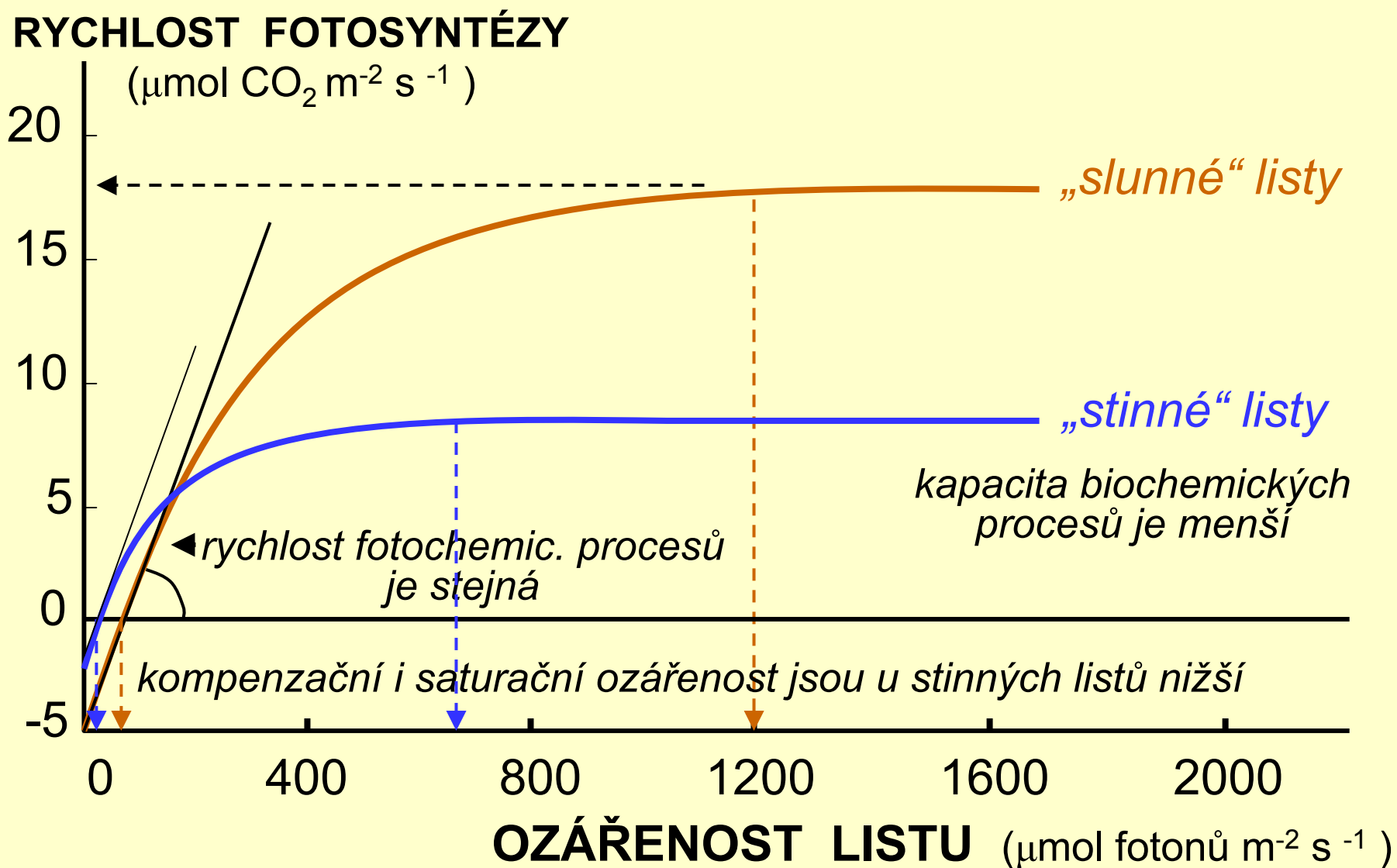
Maximální rychlost fotosyntézy (na jednotku plochy listu) ↓

Rychlost temnotní respirace (na jednotku plochy listu) ↓

Kompenzační ozářenost ↓


Kvantový výtěžek - beze změny!

Přizpůsobení (aklimace) fotosyntetických procesů u listů rostoucích za nedostatku záření



Příklady účelné modifikace stavby fotosystémů v listech rostlin rostoucích za různého typu radiačních podmínek

	<u>volná plocha</u>		<u>trvalý stín</u>	
Průměrná hustota toku fotonů ($\mu\text{mol m}^{-2}$)	1000	100	100	50
Počet zásahů 1 molekuly chl. fotonem za 1 s:	4	0,4	0,4	0,2
Kapacita redox. řetězce pro přenos el. za 1 s:	200	200	200	200
Počet excitací v 1 fotosystému s <u>300</u> mol. chl.:	1200	120		
Počet excitací v 1 fotosystému s <u>600</u> mol. chl.:			240	120
Využití (zatížení) transportního řetězce	600%	60%	120%	60%



 (= excitace 6x převyšují kapacitu zpracování!)

Pigmentová struktura (mohutnost antén) fotosystémů je kompromisním řešením pro uspokojivé využívání velice proměnlivého toku záření v průběhu každého dne. Tvorba a údržba většího počtu méně využívaných fotosystémů (s mnoha proteiny!) by byla energeticky velmi náročná!

Přizpůsobení k dlouhodobému nedostatku záření
je především otázkou úsporného hospodaření s energetickými zdroji
(Ize hodnotit pomocí ekonomické analýzy typu *cost-benefit*)

Vysoké efektivity lze dosáhnout hlavně *minimalizací nákladů* (v energetických jednotkách). Celkové náklady lze rozdělit do tří skupin:

1) **kapitálové (investiční)** = náklady spojené s tvorbou trvalých struktur („výrobních prostředků“), tedy především orgánů rostliny. Je výhodné vytvářet co nejvíce struktur *vysoce funkčních* (ne tedy jen podpurných či vysloveně balastních), a také orgánů s *dlouhou životností*.

2) **provozní (operační)** = náklady přímo vynaložené na příjem a zpracování zdrojů (tedy bez tvorby a údržby orgánů), především na asimilaci CO₂ a N. Jejich výše je závislá nejen na absolutním množství zpracovávaných substrátů, ale i na efektivitě příslušných dílčích biochemických procesů.

3) **údržbové** = náklady spojené s obměnou strukturních součástí s omezenou životností (hlavně proteinů), s udržováním funkčnosti membrán, a s reparací poškozených struktur toxickými produkty metabolismu. Závisí především na množství struktur náročných na údržbu a na četnosti výskytu poškození.

Celkové hodnocení denní uhlíkové bilance rostliny

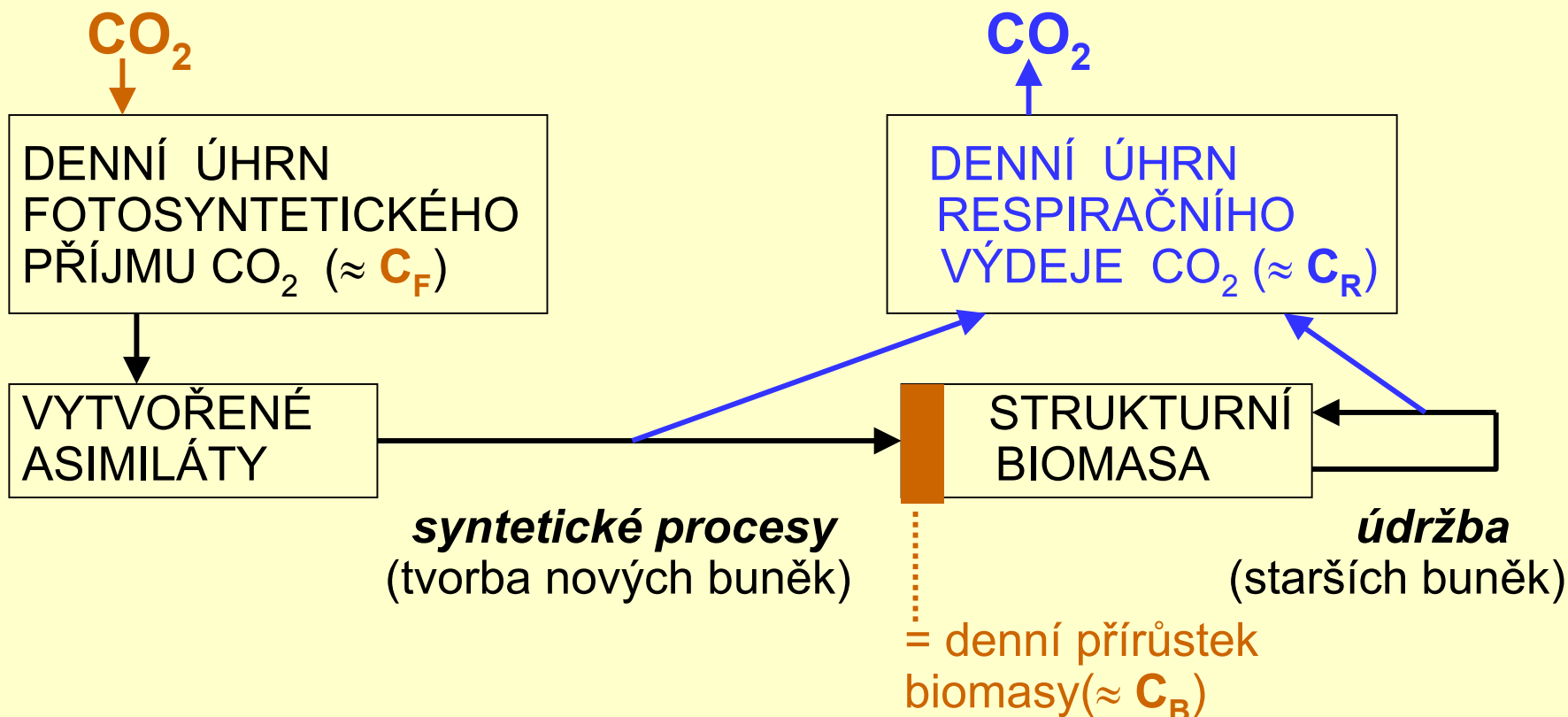
$$C_B = C_F - C_R$$

(C_B / C_F = „účinnost“ růstu, obvykle 0,5 - 0,7)

C_B = množství uhlíku v nově vytvořené biomase rostliny (1 g sušiny \approx 0,4 g C)

C_F = množství uhlíku fixovaného fotosyntézou,

C_R = množství uhlíku uvolněného respiračními procesy (1g $CO_2 \approx$ 0,27 g C).



Základní charakteristiky používané v analýze růstu

$$\text{RGR} = \text{NAR} \cdot \text{LWR} \cdot \text{SLA}$$

RGR = relativní rychlost růstu (*relative growth rate, kg. kg⁻¹ d⁻¹*) je přírůstek hmotnosti vztažený na jednotku hmotnosti biomasy celé rostliny,

NAR = čistý výkon asimilace (*net assimilation rate, kg m⁻²d⁻¹*) je přírůstek biomasy rostliny vztažen na jednotku plochy asimilačních orgánů, tedy obvykle listů,

LWR = hmotnostní podíl listů (*leaf weight ratio*) udává podíl mezi biomasou listů a biomasou celé rostliny, tedy jak velká část z celkové biomasy rostliny je použita na stavbu asimilačních orgánů,

SLA = specifická listová plocha (*specific leaf area, m² kg⁻¹*) je dána poměrem mezi plochou asimilačních orgánů a jejich hmotností, tedy jak velká plocha asimilačních orgánů se vytvoří z jednotky jejich biomasy.

Další faktory (kromě nedostatku záření) ovlivňující přežívání rostlin na zastíněných stanovištích

- ◆ jiné spektrální složení záření (malý poměr red / far red),
- ◆ malé kolísání teploty vzduchu a půdy
- ◆ vyšší vlhkost vzduchu a půdy
- ◆ malé ztráty vody transpirací
- ◆ vyšší rychlost dekompozičních procesů v půdě
- ◆ jiné interakce s herbivory a patogeny

Záření jako zdroj informace o vnějším prostředí

Informace je předávána pomocí:

- ◆ *množství dopadajícího záření na listy,*
- ◆ *spektrálního složení záření,*
- ◆ *prostorové orientace zdroje záření (odkud přichází),*
- ◆ *délky trvání světlé a tmavé části dne (fotoperiodicita)*

Typy pigmentů (barviv) zapojených do přenosu informačních účinků záření (fotoreceptory)

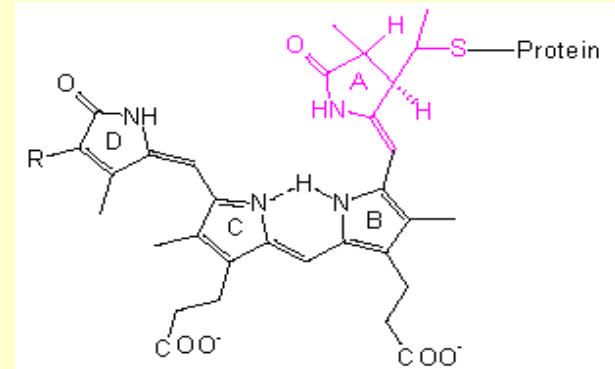
Receptory červeného záření

fytochromy

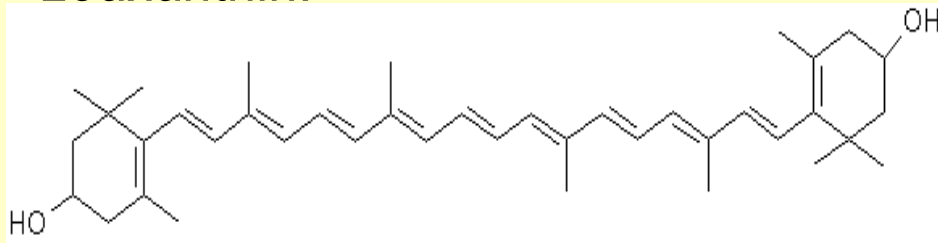
Receptory modrého záření

flavoproteiny (krytochrom, fototropin) - řídí fototropické reakce, a také morfogenetické procesy (ve spolupráci s fytochromy).

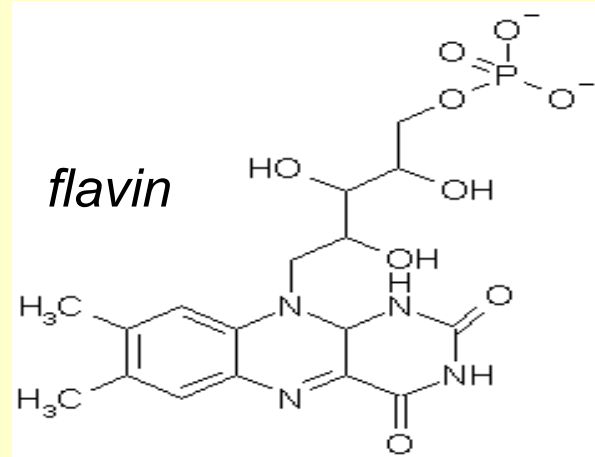
karotenoidy, zejména *zeaxanthin* (podílí se na aktivaci ATPáz)



zeaxanthin:



flavin



Fytochromy

modrozelené pigmenty volně pohyblivé v cytosolu, tvořené bílkovinou s kovalentně navázaným tetrapyrolovým řetězcem, který vratnou izomerační změnou (vyvolanou absorpcí červeného záření) ovlivňuje strukturu a funkci proteinového nosiče.

Jednotlivé typy fytochromů (A, B,....F) se liší jen v proteinovém nosiči.

Všechny typy fytochromů mají 2 vratné formy:

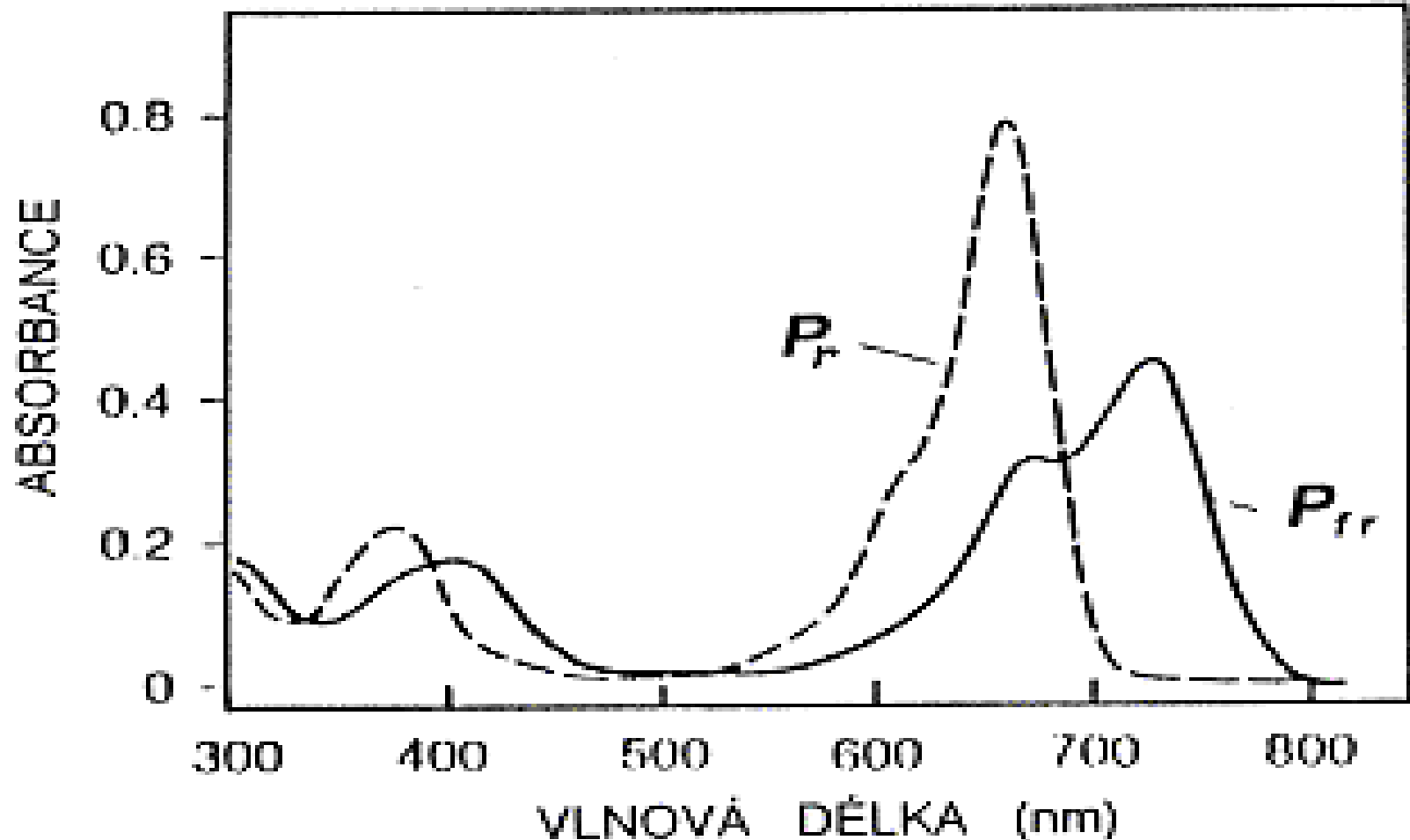
P_r (Phytochrome - red)- max. absorpce při 660 nm (jen tato forma je rostlinami syntetizována, není ale fyziologicky účinná),

P_{fr} (Phytochrome - far red)- max. absorpce při 730 nm (tvoří se z formy **P_r** po absorpci světla červeného světla):

- ♦ je fyziologicky účinná (aktivuje enzymy fosforylací),
- ♦ je nestálá - vrací se na formu **P_r** absorpcí tmavě červeného světla, jistá část se při tom také ztrácí úplným rozkladem.

Absorpční spektra obou forem fytochromů

Vlivem překryvu absorpčních spekter konverze obou forem není úplná. Podíl formy P_{fr} z celkového obsahu obou forem je na světle vlnové délky 660 nm (světle červené) asi 80%, při 730 nm (tmavě červené) asi 3%.



Tři hlavní typy reakcí řízené fytochromy

VLFR (*very low fluence response*)

reakce, které jsou spouštěny již *přítomností nepatrného množství formy P_{fr}* (0.02% z $P_r + P_{fr}$), vytvořené již za extrémně malé dávky záření - od 0,1 nmol fotonů m^{-2} (např. inhibice růstu hypokotylu, reakce nejsou vratné!).

LFR (*low fluence response*)

reakce, které vyžadují *dostatečně vysoký poměr P_{fr} / P_r* , stačí však *malá dávka záření* (od 1 μ mol m^{-2} fotonů), jsou snadno vratné (např. stimulace klíčení).

HIR (*high irradiance response*)

reakce vyžadující *velkou dávku záření* (plné denní světlo po dobu několika hodin), např. deetiolace, syntéza chlorofylu. Nejsou citlivé na změny poměru P_{fr} / P_r , nejsou vratné, a na jejich řízení se podílí i receptory modrého záření.

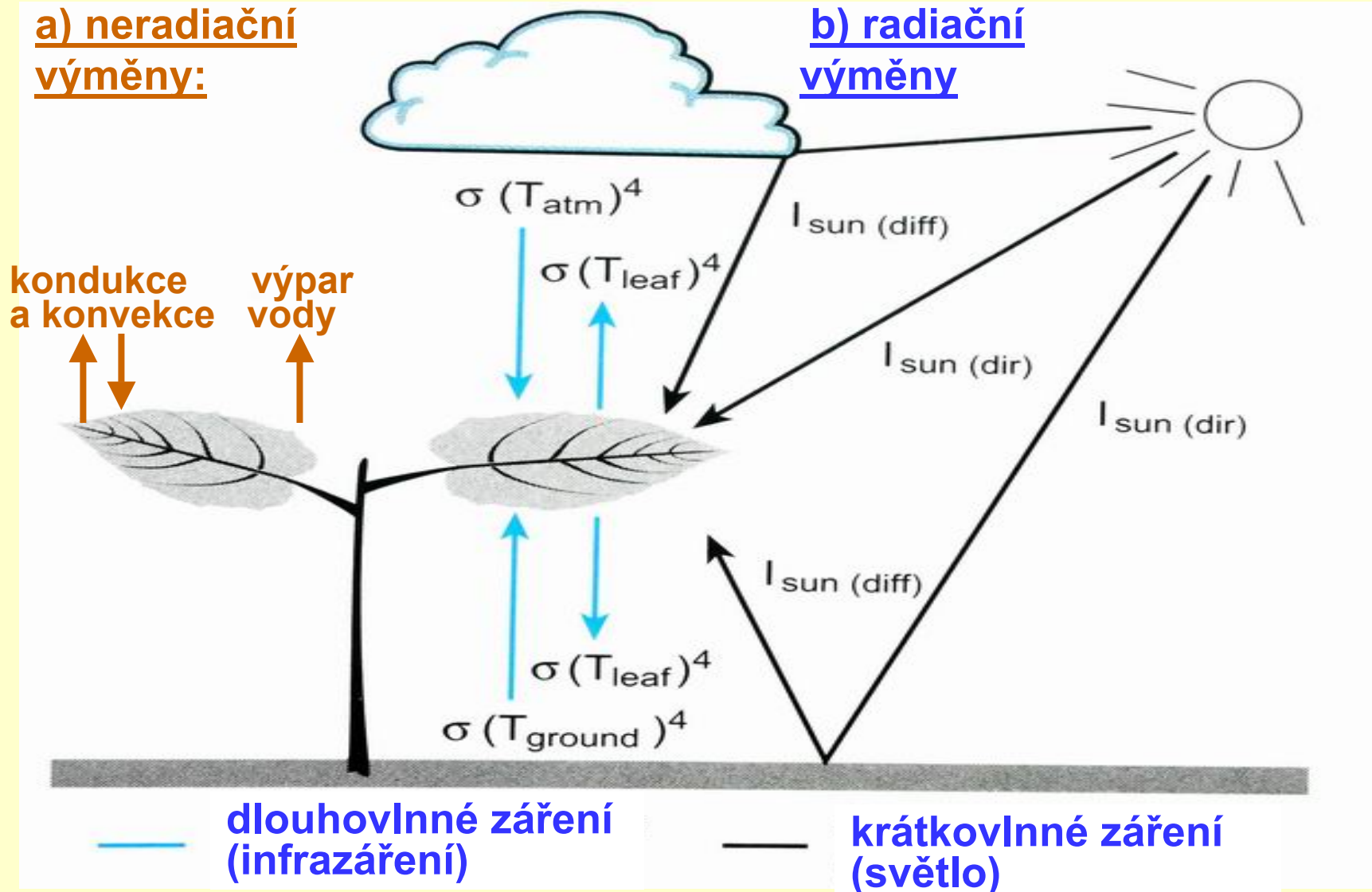
Hlavní oblasti regulačního působení fytochromů

- ◆ **stimulace klíčení semen** (ovlivňováním osmotického tlaku a tvorby aktivních forem fytohormonů, zejména giberelinů),
- ◆ **řízení metabolických procesů** (ovlivňováním aktivity enzymů - asi 60),
- ◆ **řízení morfogenetických procesů**, např.:
 - tvorba chloroplastů,
 - velikost listů a stonků,
 - počet listů, odnoží, větví,
 - zakládání květních orgánů
 - zrychlení stárnutí, vstup do dormance(často jde o procesy závislé i na délce dne (*fotoperiodě*), u nichž je fotoreceptorem fytochrom).

Výměny energie mezi listy rostlin a jejich okolím

a) neradiační výměny:

kondukce a konvekce
výpar vody



Hlavní složky energetické bilance listu

TOK ENERGIE DO LISTU = TOK E. Z LISTU + E. UKLÁDANÁ V LISTU

- | | | |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------|
| <ul style="list-style-type: none">◆ absorbované krátko-
vlnné záření (S_{abs})◆ absorbované infra-
záření (IR_{abs})◆ příjem tepla z teplého
vzduchu v okolí ($+Q_c$) | <ul style="list-style-type: none">◆ vyzářené (emitované)
infrazáření (IR_{em})◆ výdej tepla na
ohřev vzduchu ($-Q_c$)◆ výdej tepla na
výpar vody (Q_L) | <ul style="list-style-type: none">◆ ukládání ve formě
chemické energie |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------|

$$\text{Radiační bilance listu} = (S_{abs} + IR_{abs}) - IR_{em}$$

Absorbované krátkovlnné záření:

$$S_{abs} = S_{dop} \cdot a_s$$

S_{dop} = dopadající krátkovlnné záření na list
(přímé, odražené, rozptýlené)

a_s = absorptance listu pro krátkovlnné záření

Absorbované infrazáření:

$$IR_{abs} = (T_{nad}^4 \cdot a_{IR} \cdot \sigma) + (T_{pod}^4 \cdot a_{IR} \cdot \sigma)$$

T_{nad} = absolutní teplota okolí nad listem (*oblohy* + okol. předmětů)

T_{pod} = absolutní teplota okolí pod listem (*půdy* + okol. předmětů)

a_{IR} = absorptance listu pro infrazáření

σ = Stefan - Boltzmanova konstanta ($5,67 \cdot 10^{-8} \text{ W} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{K}^{-1}$)

Vyzářené (emitované) infrazáření:

$$IR_{em} = (T_{list}^4 \cdot e_{IR} \cdot \sigma) \cdot 2$$

T_{list} = absolutní teplota listu

e_{IR} = emitance listu pro infrazáření

σ = Stefan - Boltzmanova konstanta

Příklady možných hodnot složek radiační bilance v přírodě

	S_{dop}	S_{abs}	T_{pod}	T_{nad}	IR_{abs}	T_{list}	IR_{em}	Q_R
Jasný den v nížině	840	605	20	-20	624	25	859	370
Jasný den v horách	1050	756	10	-25	555	32	941	370
Zamračená chladná noc	0	0	1	1	614	1	614	0
Jasná chladná noc	0	0	1	-20	530	-9	530	0

S_{dop} = dopadající krátkovlnné záření na list

S_{abs} = absorbované krátkovlnné záření listem

T_{nad} = teplota okolí nad listem (obloha)

T_{pod} = teplota okolí pod listem (povrch půdy)

IR_{abs} = absorbované infrazáření listem

IR_{em} = emitované infrazáření listem

T_{list} = teplota listu

Q_R = radiační bilance listu

absorptance listů pro krátkovlnné záření je uvažována 0,6 , pro infrazáření = 0,96.

Všechny energetické toky jsou uváděny ve Wm^{-2}

Teploty listů v nočních hodinách byly počítány pro ustálený stav, a to pouze na základě radiačních výměn s okolím (= za bezvětří a při úplném nasycení vzduchu vodní parou)!

Výměny tepla mezi listem a okolím kondukcí a konvekcí

$$Q_C = 2k_{\text{vzd}} \cdot (T_{\text{list}} - T_{\text{vzd}}) / \delta$$

Q_C = tok tepla z listu spotřebovaný na ohřívání vzduchu
(je možný i tok tepla opačným směrem při $T_{\text{vzd}} > T_{\text{list}}$) !

k_{vzd} = koeficient tepelné vodivosti vzduchu ($\text{W m}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$)

T_{list} , T_{vzd} = teplota listu a vzduchu

δ = tloušťka hraniční vrstvy vzduchu

- Přibližný výpočet tloušťky hraniční vrstvy vzduchu:

$\delta = 4 \sqrt{x/v}$ x = průměrná „délka“ listu ve směru proudění

v = rychlost větru

Výměny tepla mezi listem a okolím ve formě latentního tepla výparu vody

$$Q_L = J_V \cdot H_V$$

Q_L = tok tepla z listu do okolního vzduchu ve formě latentního tepla výparu vody (*je možný i tok latent. tepla z okolí do listu při kondenzaci vodní páry na listu*) !

J_V = rychlost vypařování vody z listu (= transpirace)

H_V = specifická hodnota latent. tepla výparu vody
(44 kJ.mol⁻¹)

Přibližný výpočet rychlosti vypařování vody z listu (transpirace)

$$J_V = (e_{list} - e_{vzd}) / \Sigma r$$

e_{list} = koncentrace vodní páry v intercelulárách listu

e_{vzd} = koncentrace vodní páry v turbulентní vrstvě vzduchu v okolí listu

Σr = celkový odpor difusi vodní páry z listu do turbulентní vrstvy vzduchu v okolí listu (*zahrnuje difusní odpor průduchů, kutikuly a hraniční vrstvy*)

Teploty listů rostlin v porostech

Teplotní režim listů (a jiných orgánů) rostlin rostoucích v porostech nezávisí jen na základních („nadporostních“) klimatických faktorech, ale i na způsobu jejich transformace do porostního **mikroklimatu** s výraznou prostorovou i časovou proměnlivostí.

Zejména se jedná o:

- Vertikální profil **radiačního režimu** (absorbce záření i vyzařování)
- Vertikální profil **teploty** vzduchu a půdy
- Vertikální profil **vlhkosti** vzduchu
- Vertikální profil **pohybu** vzduchu

Energetická bilance porostu

$$R_N = H + LE + G$$

R_N = radiační bilance porostu + půdy (pohlčené záření krátkovlnné + infra, minus vyzářené infra, lze ji měřit pomocí sady radiometrů),

H = tok tepla kondukcí a konvekcí,

LE = tok tepla ve formě latentního tepla výparu vody z porostu a z půdy,

G = tok tepla do půdy (nebo z půdy \Rightarrow záporné hodnoty). Lze jej měřit pomocí sady teplotních čidel umístěných v různých hloubkách půdy).

Toky tepla H a LE nelze přímo měřit, ale lze vypočítat jejich poměr:

$H / LE = \beta$ (Bowenův poměr), přibližně stanovujeme např. z gradientu teploty a koncentrace vodní páry nad porostem:

$$\beta \cong (\Delta T / \Delta c) \cdot K_p$$

ΔT = gradient teplot nad porostem

Δc = gradient koncentrace vodní páry nad porostem

k_p = psychrometrická konstanta (přibližně 67 Pa K⁻¹)

Využití analýzy energetické bilance porostu k odhadu ztrát vody výparem (evapotranspirace)

Rychlost výparu vody (J_v) je přímo úměrná toku latentního tepla (LE), po podělení specifickým teplem výparu (H_v):

$$J_v = LE / H_v$$

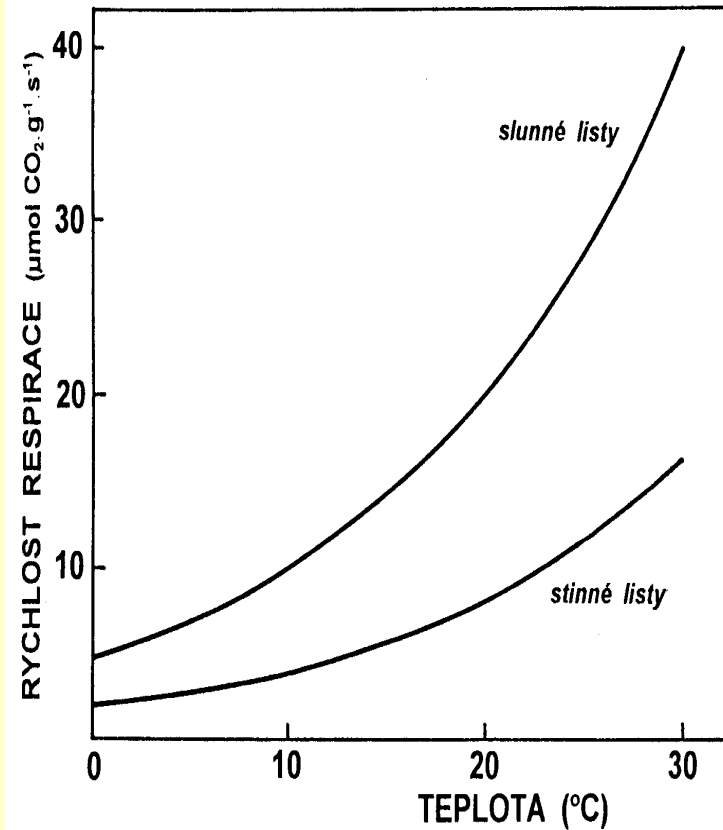
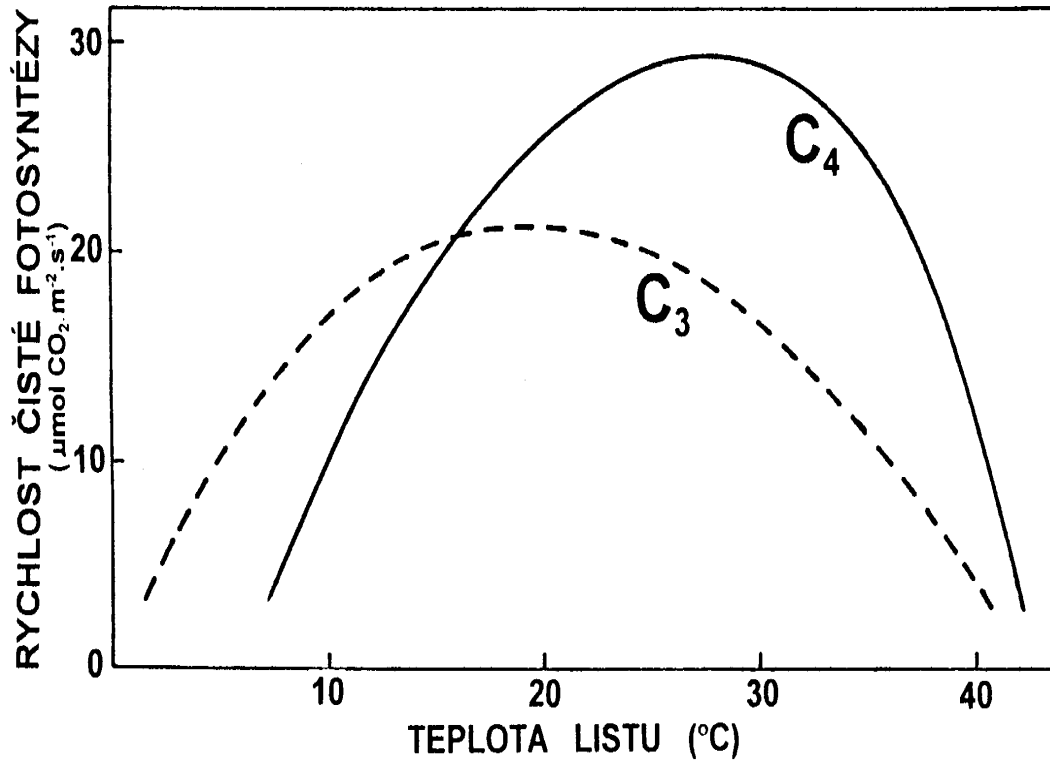
Základem výpočtu je tedy odhad toku latentního tepla podle vztahu:

$$LE = (R_N - G) / (1 + \beta)$$

Vždy jde jen o odhad, zatížený celou řadou chyb vyplývajících zejména z velké složitosti a rychlých změn turbulentních výměn nad porostem, které nelze gradientovým měřením dostatečně přesně zachytit.

Kromě uvedeného základního postupu existuje celá řada dalších modifikací (např. navíc s měřením gradientu rychlosti větru).

Teplotní závislost rychlosti metabolických procesů (především fotosyntézy a respirace)



Průběh růstových a vývojových procesů ve vegetačním období závisí hlavně na celkové době trvání příznivých teplot

Často je používáno zjednodušené hodnocení pomocí “degree-days“ (DD):

$$DD = \sum [(T_{\max} + T_{\min}) / 2] - T_{\text{prahová}}$$

(= součet denních průměrných teplot zmenšených o hodnotu prahové teploty, tj. minimální teploty, která je nutná k zahájení růstu (či jiného procesu, např. +5°C).

Přesnost této metody je snižována tím, že většina procesů není na teplotě závislá lineárně, jak předpokládá výpočet!

Působením chladu (= nízkých teplot nad bodem mrazu, angl. chilling) dochází:

- **k vratnému poškození buněčných membrán** (tuhnutím lipidové složky), což vede k jejich volné permeaci (⇒ rozvrat metabolických procesů, energetické vyčerpání).
- **k oxidačnímu poškození buněčných struktur.**

Vyšší odolnosti k chladu (u adaptovaných rostlin) je dosaženo:

- **změnami v chemickém složení membrán** (zvýšení podílu nenasycených mastných kyselin v lipidech),
- **tvorbou stresových proteinů a osmotik,**
- **zvýšenou tvorbou antioxidantních substrátů a enzymů.**

Působením mrazu (= nízkých teplot pod bodem tuhnutí vody) může dojít:

- k mechanickému poškození buněk (protržením buněčné stěny a plazmatické membrány krystaly ledu),
- k silné dehydrataci cytosolu (vymrazením vody), která pak může vést k destrukci membrán.

Zvýšené odolnosti k mrazu může být dosaženo:

- uchováním vody v tekutém (podchlazeném) stavu eliminací potenciálních krystalizačních jader,
- zvýšením pevnosti buněčných stěn (tvorbou *extensinu*),
- tvorbou kompatibilních osmotik,
- tvorbou proteinů chránících integritu membrán,
- tvorbou proteinů zpomalujících růst krystalů ledu.

Proteiny chránící integritu membrán (Cold Adaptation Proteins, CAP)

Skupina několika desítek proteinů velmi rozdílné velikosti (14 - 200 kDa), bohaté na glycin. Odolávají vysokým teplotám i působení kyselin. Jejich tvorba je indukována:

- snížením obsahu vody v protoplastu,
- zvýšenou koncentrací kyseliny abscisové.

Mají amfifilní strukturu - hydrofobní stranou přiléhají na membrány, hydrofilní strana je orientována do cytosolu.

Jsou specifické pro jednotlivé typy vnitrobuněčných membrán (plasmalema, thylakoidy, atd.).

Aplikace kyseliny abscisové zvýší jejich tvorbu a tudíž i mrazuvzdornost, ale má za následek i některé negativní jevy (např. změny v distribuci asimilátů, zrychlené stárnutí). Proto se v zemědělské praxi nevyužívá.

Proteiny zpomalující růst krystalů ledu ***(„antifreeze proteins“, AFP), „thermal hysteresis proteins“***

Skupina proteinů malé až střední velikosti (často se jedná o glykoproteiny), jejichž tvorba je indukována nízkou teplotou. Z cytosolu jsou ve značném množství vylučovány do buněčných stěn.

Mají amfifilní strukturu - silně hydrofilní stranou přiléhají ke krystalům ledu a jejich hydrofobní strana brání připojování dalších molekul vody.

K plnění ochranné funkce potřebují sice přítomnost jistého množství krystalů ledu (tedy nebrání zcela vzniku ledu), ale zabraňují zamrznutí veškeré vody, a zabraňují také růstu krystalů rekrystalizací.

Ochranný účinek těchto proteinů stoupá s jejich koncentrací v buňkách - transgenní rostliny s vyšší tvorbou AFP snášejí podstatně nižší teploty!

Periodická aklimace rostlin k nízkým teplotám u našich dřevin před příchodem zimy „podzimní syndrom“

Počátečním signálem k zahájení aklimace je **zkracující se délka dne** (obvykle již v srpnu, tedy bez vlivu nízkých teplot!)

Počáteční fyziologickou reakcí je výrazná změna v hladinách **fytohormonů** (vzestup konc. kyseliny abscisové, snížení auxinů, cytokininů a giberelinů).

Následuje série změn struktur a funkcí, např.

- ◆ zastavuje se činnost meristémů (v pupenech i ve stoncích – kambium)
- ◆ zpomaluje se respirace a většina syntetických procesů,
- ◆ mění se ultrastruktura buněk (centrální vakuola se dělí na menší, plazmodesmy se uzavírají, plazmalema vytváří záhyby, zmenšují se mitochondrie, atd.)
- ◆ terminální pupeny se mění na zimní typ.

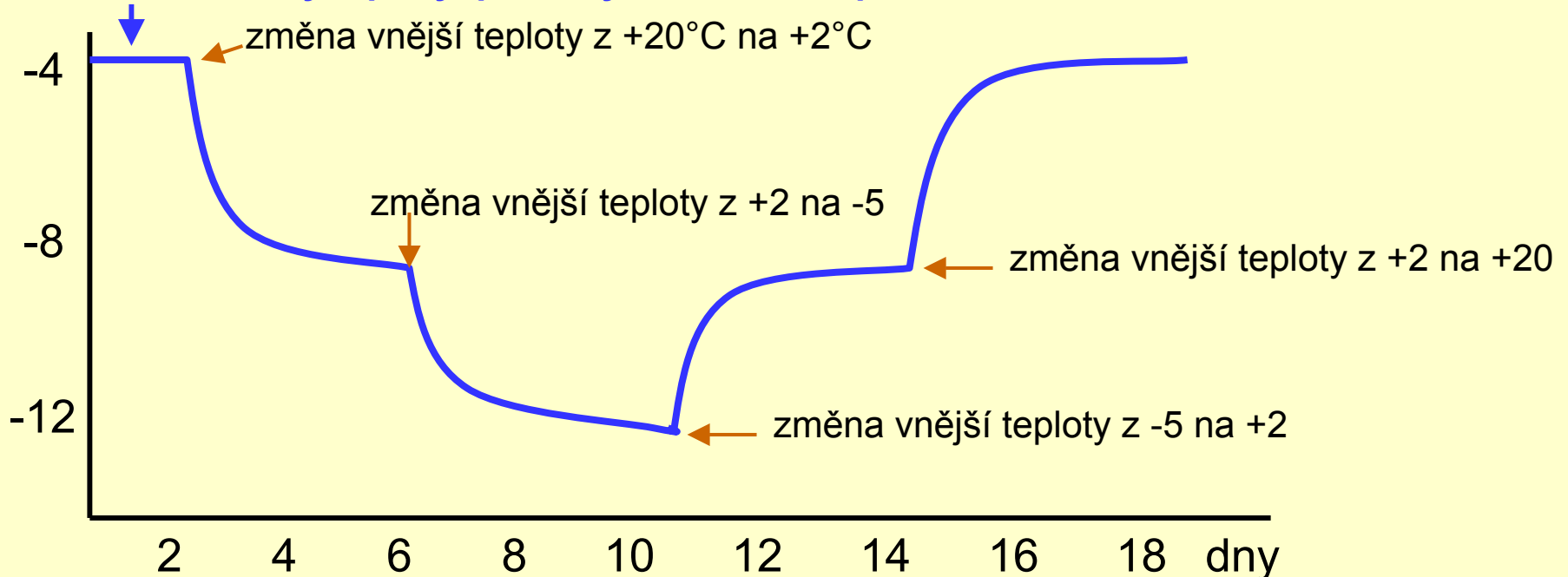
K dokončení vstupu do dormance a k výraznému **zvýšení odolnosti** vůči mrazu je již nutné **působení nízkých teplot** (průměr 0 až 7 °C).

Ke ztrátě vnitřní dormance dochází za 5-10 týdnů působení nízkých teplot. Pak už je dormance udržovaná jen vnějšími faktory (= vynucená dormance).

Aklimace k nízkým teplotám u mrazuvzdorných bylin

- ◆ je indukována jen nízkou teplotou (+5 až -2°C, není závislá na fotoperiodě),
- ◆ při poklesu teploty zhruba pod +5°C dochází k zastavení růstu, ale tvorba asimilátů pokračuje ⇒ dochází k jejich hromadění v listech i jinde,
- ◆ odolnost k mrazu se postupně zvyšuje dalším poklesem teploty,
- ◆ zvýšení teploty způsobuje částečnou ztrátu odolnosti.

kritické hodnoty teploty, při kterých dochází k poškození mrazem



Působením vysokých teplot dochází v buňkách:

- **k poškození buněčných membrán** (přílišnou tekutostí lipidové složky), což vede k jejich volné permeaci (zvláště u chloroplastů \Rightarrow energetické vyčerpání).
- **k denaturaci proteinů a zastavení proteosyntézy,**
- **k rozpadu cytoskeletárních struktur.**

K vážnějším změnám dochází při teplotách nad 40 °C, ke 100% letálnímu poškození nejčastěji při 50 až 60 °C.

Detekce počátku stresového působení vysokých teplot se provádí obvykle měřením změn ve funkčnosti chloroplastů (z indukované fluorescence chlorofylu), či stanovení teploty, při které dojde k zastavení proudění cytoplazmy v buňkách.

Aklimační reakce rostlin k vysokým teplotám

a) rychlé, ale krátkodobé:

- **řízená inaktivace** řady enzymů základního metabolismu a zastavení exprese genů pro jejich tvorbu.
- **tvorba stresových proteinů** („*heat shock proteins*“, HSP), (zvýšená teplota aktivuje transkripční faktory jejich genů),

b) pomalé, ale dlouhodobé:

- **změna chemického složení membrán** (menší podíl nenasycených mastných kyselin),
- **syntéza teplotně stabilnějších enzymů** (izoenzymů)

Zadržování a pohyb vody v půdě

Vazba vody v pórech:

Rozhodující vazebnou silou je **matriční složka vodního potenciálu** (Ψ_m).

Přibližně platí:

$$\Psi_m \text{ (MPa)} = - 0,3 / d \quad (\text{d je průměr pórů v mikrometrech})$$

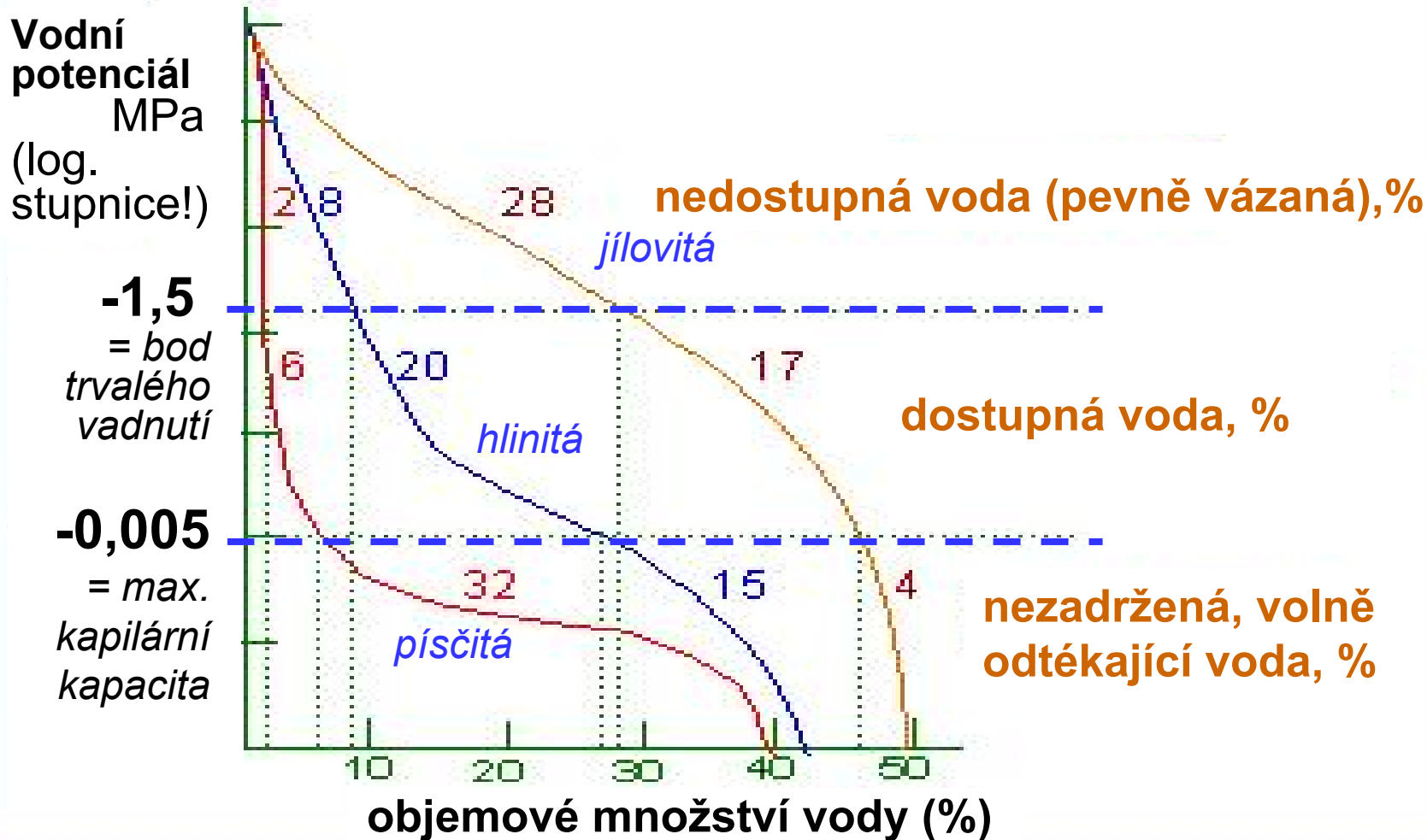
tedy např. pro póry s průměrem 60 μm je $\Psi_m = - 0,005 \text{ MPa} (= - 5 \text{ kPa})$

$$0,2 \mu\text{m} \quad \Psi_m = -1,5 \text{ MPa}$$

Působením gravitační síly vzniká v pórech podtlak přibližně 5 kPa, a proto **z pórů o průměru větším než 60 μm voda samovolně odtéká** směrem dolů (a obvykle i pryč z daného území). Množství zbylé „vázané“ vody v menších pórech udává **maximální kapilární kapacitu** dané půdy.

Vodní potenciál kořenů běžných druhů rostlin (mezofytů) není obvykle nižší než - 1,5 MPa, a proto **voda v pórech o menším průměru než 0,2 μm není pro tyto rostliny dostupná**. Obsah vody v půdě při $\Psi_m = -1,5 \text{ MPa}$ je označován v pedologii jako **bod trvalého vadnutí** pro danou půdu.

Zadržovací schopnosti půd s rozdílnou velikostí půdních pórů



Základní principy radiálního transportu vody

- K příjmu vody (= toku z půdy do kořenů) dochází pouze tehdy, *jestliže vodní potenciál půdního roztoku je vyšší než vodní potenciál kořenů*. Pokud je vodní potenciál půdy nižší než vodní potenciál kořenů, pak voda může proudit opačným směrem (z kořenů do půdy)!
- Při příčném (radiálním) toku od povrchu kořenů do xylému jsou hojně využívány i buněčné stěny, nicméně voda je nucena přestupovat i *přes plasmatické membrány* buněk (vzhledem k apoplastové transportní bariéře v endodermis).
- Při transmembránovém transportu vody mají rozhodující úlohu *transportní proteiny akvaporíny* (hlavně na jejich množství závisí prostupnost membrán pro vodu).

Základní principy xylémového transportu vody

- Tok vody v xylému je možný **jen po spádu vodního potenciálu**, který je řízen převážně změnami tlaku (jedná se o hmotnostní tok, u kterého je nezbytným předpokladem rozdíl v hydrostatickém tlaku!)
- **Rychlost toku** závisí na **rozdílu tlaku** na začátku a na konci transportní dráhy, a dále **na vodivosti transportních cest**. Vodivost cév a cévic exponenciálně roste s jejich vnitřním průměrem.
- Tlakového rozdílu v xylému se dosahuje převážně silným **snížením tlaku** v mikrokapilárách buněčných stěn při zakončení xylému v listech. V xylému je tudíž téměř stále podtlak (= tlak menší než atmosférický).

Transport vody je podmíněn postupným snižováním hodnot vodního potenciálu ve směru toku!

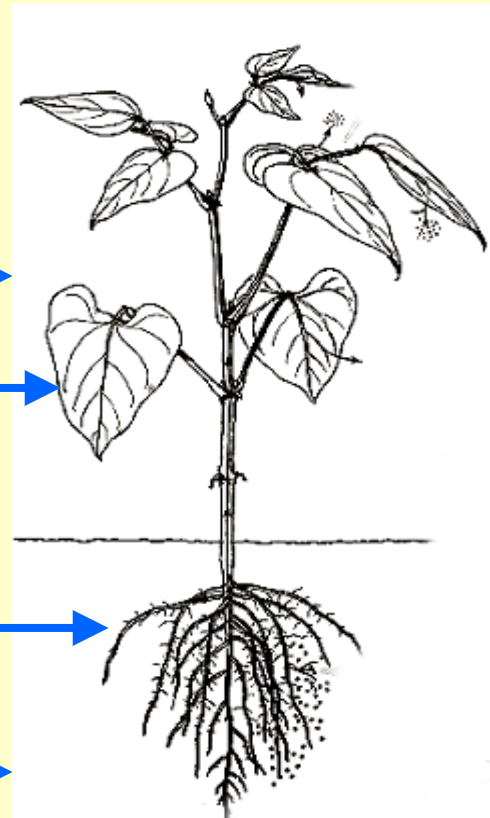
Možné hodnoty vodního potenciálu za letního dne u zavlažované rostliny:

Vzduch $\Psi = -100$ MPa →

Listy $\Psi = -1$ MPa →

Kořeny $\Psi = -0,3$ MPa →

Půdní roztok $\Psi = -0,03$ MPa →



Podněty (signály) řídící pohyby průduchů

záření:

- **přímý vliv** - k otvírání dochází po absorpci modré složky záření flavoproteinovými receptory (kryptochrom) přímo v plazmatické membráně svěracích buněk,
- **nepřímý vliv** - fotosyntéza aktivovaná zářením snižuje v okolí svěracích buněk koncentraci CO_2 .

koncentrace CO_2 v listu:

- k otvírání průduchů dochází při poklesu koncentrace CO_2 v listu, zvýšení koncentrace CO_2 vede k zavírání průduchů.
- ke změnám v koncentraci CO_2 dochází v důsledku kolísání rychlosti metabolických procesů (fotosyntézy a dýchání).
- citlivost svěracích buněk k CO_2 umožňuje nastavit otevřenost průduchů (a tím i rychlost toku CO_2 do listu) **podle aktuální potřeby fotosyntézy** a zabránit tak zbytečným ztrátám vody.

stav vody v rostlině:

- pokles turgorového tlaku turgoru v buňkách mezofylu listu vyvolá rychlou tvorbu fytohormonu kyseliny abscisové (ABA)
- ABA inhibuje činnost protonových pump ve svěracích buňkách, což vede k výtoku draslíkových iontů ze svěracích buněk, a tím i k

Hlavní typy přizpůsobení (adaptace i aklimace) rostlin k nedostatku vody

Přizpůsobení morfologie a životních cyklů

např. redukce listové plochy, větší podíl biomasy kořenů, hojná sklerenchymatická pletiva, asimilační pletiva ve stoncích, zdužnatění, periodické zasychání listů, rychlé vývojové cykly ...

U těchto typů přizpůsobení velmi záleží zda je nedostatek vody trvalý či jen po část roku (s pravidelnou periodou).

Fyziologická přizpůsobení:

- **úsporné hospodaření s vodou** (rychlý příjem, pomalý výdej, metabolické cesty C4 a CAM, tvorba zásob, atd.),
- **zachování funkčnosti buněk i při větším poklesu hodnot vodního potenciálu** (tvorbou osmolytů a stresových proteinů),
- **schopnost snášet bez poškození téměř úplnou dehydrataci buněk** (v dormantním stavu - poikilohydrické rostliny).

Komplexy změn v rostlinách za nedostatku vody:

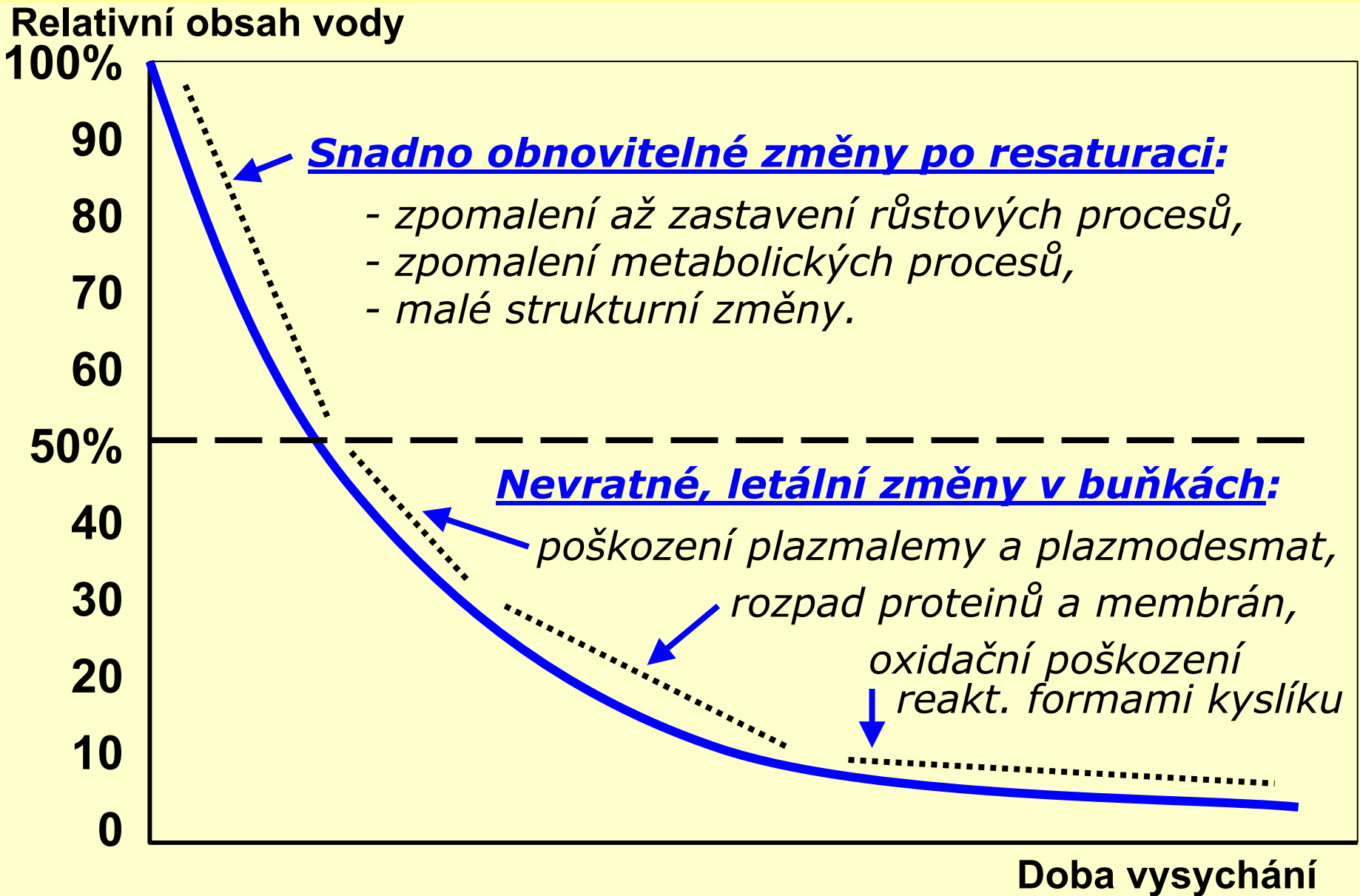
a) mírný nedostatek (obvykle snadno vratné změny):

- **růstové změny:** zpomalení až zastavení dlouhivého růstu buněk listů (poklesem turgoru, nejcitlivější reakce), zastavení tvorby nových listů, větví a odnoží. Pokračuje ale tvorba semen a růst kořenů!
- **metabolické změny**, především zpomalení až zastavení fixace CO₂ (v důsledku uzavření průduchů), ale i dalších syntetických procesů. Rychlost respiračních a translokačních procesů se nesnižuje!

b) velký nedostatek (obtížně vratné či zcela nevratné změny):

- **strukturní a funkční změny proteinů a membrán** (především změnami hydratace), nevratná degradace polyribosomů (konec proteosyntézy)
- **mechanické poškození poškození plazmalemy** (především odtržením plazmatické membrány od buněčné stěny, zničení plazmodesmat. spojů).
- **oxidační poškození** (aktivovanými formami kyslíku).

Nepříznivé změny v buňkách „běžných“ rostlin v průběhu vysychání (za nedostupnosti vody)



Relativní obsah vody
100%

Snadno obnovitelné změny po resaturaci:

- zpomalení až zastavení růstových procesů,
- zpomalení metabolických procesů,
- malé strukturní změny.

Nevratné, letální změny v buňkách:

- poškození plazmalemy a plazmodesmat,
- rozpad proteinů a membrán,
- oxidační poškození reakt. formami kyslíku

Doba vysychání

Rostliny tolerující vyschnutí (dehydration tolerant plants)

Jsou schopny plně obnovit fyziologické funkce všech svých orgánů i po „úplném“ vyschnutí v přírodních podmínkách, kdy se vodní potenciál buněk vyrovná s vodním potenciálem okolního prostředí (např. při 20°C a 50% relativní vlhkosti vzduchu je to asi -100 MPa, relativní obsah vody v buňkách klesne asi na 5 % !).

K těmto rostlinám patří:

- většina druhů mechorostů a lišejníků,
- asi 200 druhů kaprad'orostů,
- asi 100 druhů krytosemenných rostlin

Základní strukturně-funkční typy tolerance vyschnutí

Konstitutivní forma s trvale aktivními mechanismy tolerance i velmi rychlého vyschnutí a následné reparace případného poškození, obvykle bez účasti fytohormonů.

Indukovatelná forma vyžadující pomalou (několikadenní) ztrátu vody k aktivaci mechanismů zajišťujících odolnost, se zapojením fytohormonální regulace.

Indukovatelná jednorázově
ontogenetickým programem
(při tvorbě pylu a semen)

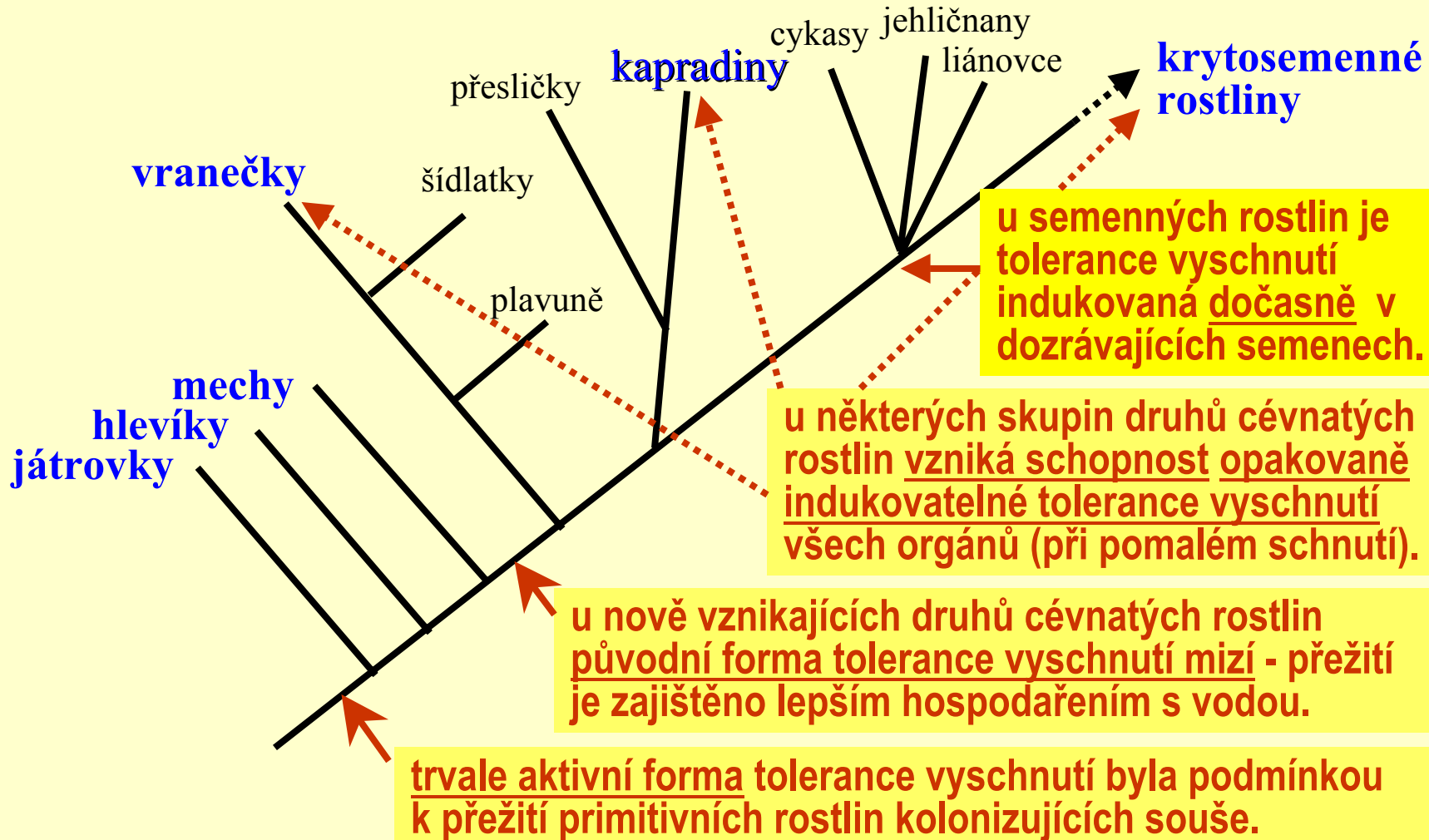
Indukovatelná opakovaně
vnějšími podmínkami (suchem)

bez destrukce
fotosyntetického aparátu

s destrukcí a obnovou
fotosyntetického aparátu

Hypotetické evoluční souvislosti různých forem tolerance vyschnutí

(podle: Oliver, M. J., Tuba, Z., Mishler, B. D. 2000)



Jak lze bránit mechanickému poškození buněk při ztrátě vody

- ***vysokou elasticitou buněčných stěn*** (stěny bez ligninu u mechů, vysoký obsah pektinů a hemicelulos),
- ***preformovanými záhyby buněčných stěn***, které umožňují zmenšit objem buňky s pevnými stěnami bez oddálení plazmalemy,
- ***schopností obnovit plazmodesmatické spoje*** i po jejich poškození

Jak lze bránit oxidačnímu poškození buněk při ztrátě vody

- ***omezením tvorby reaktivních forem kyslíku (ROS)***
 - *v chloroplastech* (snížením absorpce záření, např. svinováním listů, rozpadem thylakoidů), *v mitochondriích* (snížením rychlosti respirace),
- ***hojnou tvorbou antioxidačních látek*** (substrátů a enzymů),
- ***chemickým složením membrán*** (odolnějších k peroxidaci).

Jak lze bránit poškození hydratačních obalů membrán

- ***vysokou koncentrací kompatibilních osmotik***, hlavně neredukujících cukrů (až 40% sacharózy či trehalózy), ale i aminokyselin (prolin),
- ***specifickými proteiny*** ze skupiny LEA (= dehydriny),

Významné antioxidantní enzymy a substráty u rostlin tolerujících vyschnutí

Běžné, trvale přítomné enzymy, ale vysycháním je indukovaná jejich zvýšená tvorba: např. superoxiddismutázy, katalázy, askorbátperoxidáza (+ jiné peroxidázy), glutationreduktáza, dehydroaskorbátreduktáza...

Nové antioxidantní enzymy typu *peroxiredoxinu*, dosud u rostlin neznámé, byly objeveny u *Xerophyta viscosa*. K jejich tvorbě dochází pouze při vysychání a jsou lokalizovány v jádře (asi ochrana DNA)

Substráty:

Karotenoidy, askorbát, glutation, tokoferol ..., ale i řada jiných sekundárních metabolitů (např. anthokyany, flavonoidy, polyaminy).

Dehydriny (LEA-proteiny, RAB-proteiny)

Evolučně ***prastará, velmi početná skupina*** hydrofilních proteinů různé velikosti, jejichž tvorba je obvykle indukována nejen vysycháním, ale i jinými stresovými faktory (mráz, zasolení ...).

Za stresových stavů je lze nalézt ***ve většině buněčných součástí*** (včetně thylakoidních membrán chloroplastů) a tudíž i jejich funkce (dosud málo známé) budou nutně rozmanité.

Nejčastěji se jim přisuzuje funkce ***ochrany strukturní integrity*** proteinů, nukleových kyselin a membrán (udržováním hydratačních obalů), a také spoluúčast na reparaci poškozených buněčných struktur a při tvorbě sklovité formy cytosolu.

Využití poznatků studia tolerance vyschnutí

K řešení ekologických problémů:

- vysvětlení výskytu, početnosti a kompetiční úspěšnosti poikilohydrických rostlin v různých typech prostředí,
- predikce sukcesního vývoje ekosystémů s dominancí poikilohydrických rostlin v případě klimatické změny.

K řešení agronomických problémů:

- tvorba genotypů hospodářsky významných plodin s vysokou indukovatelnou odolností vegetativních orgánů vůči suchu,
- optimalizace podmínek pro dlouhodobé skladování semen v životaschopném stavu.

Koncepční východiska při praktickém využití poznatků studia tolerance vyschnutí

- soubor genů potřebných pro toleranci vyschnutí („*dehydron*“) **je zachován v genomu všech druhů rostlin**, i když některé geny mohou být využívány pro jiné než původní účely,
- k vytvoření modifikovaných rostlin tolerujících vyschnutí by tudíž nebylo nutné vnášet nové geny, mohly by postačovat **cílené změny v regulaci** genové exprese,
- v první fázi by bylo velmi užitečné získat modifikované zemědělské rostliny pouze se **zvýšenou odolností** k suchu, i když ne zcela tolerující vyschnutí.

Problémy které stojí v cestě vytváření geneticky modifikovaných rostlin tolerujících vyschnutí

- **indukce tolerance vyschnutí je podmíněna současnými změnami v několika odlišných funkčních oblastech** (zvýšená odolnost vůči mechanickému poškození, oxidačnímu stresu, rozpadu membrán, denaturaci proteinů ...),
- **naše znalosti o funkci jednotlivých strukturních elementů potřebných pro toleranci vyschnutí jsou dosud sporadické** (např. LEA proteinů je asi 200 typů, funkci známe jen u několika z nich!). O regulačních mechanismech toho víme ještě méně.

Specifické znaky fixační cesty CAM

- oba karboxylační enzymy (*RUBISCO*, *PEP-karboxyláza*) jsou v téže buňce,
- *PEP-karboxyláza* je aktivní jen za tmy (!!!), světlem je inaktivována,
- je nutné ukládat v noci tvořený malát do vakuoly a ve dne jej rozkládat,
- je nutné vytvářet v noci fosfoenolpyruvát (glykolýzou ze sacharidů),
- je možná i přímá fixace CO_2 ze vzduchu (ve dne) Calvinovým cyklem.

Ekologické výhody fixační cesty CAM

- umožňuje velmi podstatně snížit ztráty vody při příjmu CO_2 (příjem CO_2 může probíhat jen v noci, kdy je vlhký vzduch a tudíž malý výpar vody),
- vysoká účinnost Calvin. cyklu (potlačení fotorespirace, stejné jak u C_4),
- možnost fixace CO_2 ve dne i v noci (zabránění ztrát uhlíku z respiračních procesů, přežívání dlouhých nepříznivých období bez ztrát uhlíku a energie).

Taxonomické skupiny rostlin s největším zastoupením druhů s fixační cestou CAM

Čeleď : přibližný počet druhů:

<i>Orchidaceae</i>	<i>7000</i>
<i>Bromeliaceae</i>	<i>2000</i>
<i>Cactaceae</i>	<i>2000</i>
<i>Aizoaceae</i>	<i>2000</i>
<i>Crassulaceae</i>	<i>1200</i>
<i>Liliaceae</i>	<i>700</i>
<i>Asclepiadaceae</i>	<i>600</i>
<i>Euphorbiaceae</i>	<i>500</i>
<i>Agavaceae</i>	<i>400</i>

Rod: přibližný počet druhů:

<i>Tillandsia</i>	<i>1500</i>
<i>Euphorbia</i>	<i>500</i>
<i>Aloe</i>	<i>400</i>
<i>Sedum</i>	<i>300</i>
<i>Agave</i>	<i>300</i>

Zvláštnosti vzájemných vztahů mezi obsahem minerálních živin v půdě a chováním rostlin

minerální živiny nejsou jedním faktorem s jasně definovaným působením, ale *představují celý komplex faktorů* (různých iontů s obsahem některého ze 14 živinových prvků), s rozdílným významem a mechanismem působení,

- minerální živiny prakticky ve všech typech ekosystémů *trvale omezují rychlost růstu rostlin*,
- působení minerálních živin se uskutečňuje *v silně uzavřených a prostorově lokalizovaných cyklech* mezi rostlinou, chemickými látkami v půdě a půdními mikroorganismy, navíc se složitou vnitřní i vnější regulací.

Množství přijatelných živin na dané lokalitě je výsledkem dynamické rovnováhy mezi vstupy a výstupy

Vstupy (doplňování živin do půdního roztoku):

- Rozkladem organické hmoty (z odumřelých částí rostlin),
- Zvětráváním minerální frakce (z matečné horniny),
- Fixací plyných látek z atmosféry (zvláště N₂),
- Depozicí suchou (polétavý prach) a mokrou (srážková voda),
- Hnojením (na zemědělsky využívaných plochách).

Výstupy (odběr a ztráty živin z půdního roztoku):

- Odběrem živin kořeny rostlin,
- Vazbou (imobilizací) do nepřijatelných forem v půdě,
- Vymýváním a odtokem z dané plochy,
- Únikem plyných látek do atmosféry (např. amoniak),

Aktuální rychlost příjmu živin rostlinami závisí:

- na **obsahu živin** v těsné blízkosti kořene, ale současně i na *rychlosti jejich doplňování transportem z okolní půdy*,
- na **sorpční ploše kořenů** (event. délky či hmotnosti), což představuje *strukturní (morfologický) parametr* dané rostliny,
- na **specifické sorpční rychlosti** kořenů (= rychlost příjmu na jednotku plochy kořene, event. délky či hmotnosti). Ta je tedy *funkčním (fyziologickým) parametrem* dané rostliny.

Transport iontů minerálních živin k povrchu kořene

Difuse

- potřebný koncentrační gradient je vytvářen odběrem živin kořeny (a tudíž pro každý iont bývá jiný),
- difuse je zpomalena přítomností sorpčního komplexu půdy (zpomalen je hlavně pohyb kationtů, např. Ca^{2+} , Mg^{2+}),
- difuse je velmi zpomalena při sníženém obsahu vody v půdě.

Hromadný tok (mass flow)

- je vyvolán hlavně odběrem vody kořeny (závisí na transpiraci), ale i gravitačním tokem (průsak dešťové vody),
- pohyb živin zde nezávisí na rychlosti odběru kořeny, méně potřebné živiny se tudíž mohou hromadit v okolí kořenů,
- pro přísun hlavních makroživin (N a P) je tato cesta obvykle méně významná než difuse.

Strukturní charakteristiky kořenů ovlivňující příjem živin

- relativní alokace biomasy do kořenů (poměr mezi kořeny a nadzemní částí) se za nedostatku živin zvyšuje,
- zvyšuje se též specifická plocha či specifická délka kořenů (tudíž i sorpční plocha vytvořená z jednotky biomasy kořene),
- růst kořenů je modifikován lokální dostupností živin (proliferace v zónách s vyšší koncentrací živin),
- sorpční plochu kořenů velice zvyšují hyfy mykorrhizních hub (10 až 1000x).

Funkční charakteristiky kořenů ovlivňující příjem živin

- příjem je uskutečňován transportními proteiny specifickými pro každý iont, a to i proti koncentračnímu spádu
- pro tentýž iont může existovat několik typů selektivních transportních proteinů s odlišným transportní mechanismem, kapacitou a afinitou,
- množství (plošná hustota) a typ transportních proteinů v plazmatických membránách buněk kořenů se může měnit v závislosti na koncentraci daného iontu ve vnějším prostředí a na fyziologickém stavu rostliny (aktuální potřebě živiny),
- některé živiny mohou být přijímány v nadbytku a ukládány do zásobních forem (výhodné při velkém kolísání dostupnosti).

Fyziologická aktivita rostlin může významně ovlivňovat chemismus půdy!

- rychlý příjem iontů makroživin (např. NO_3^-) rostlinami může výrazně ***snížovat jejich koncentraci v půdním roztoku***, při malém odběru se tyto ionty naopak mohou v půdě hromadit,
- příjmem iontů živin se může výrazně ***měnit pH*** v rhizosféře (např. při příjmu NO_3^- se rhizosféra alkalizuje, při příjmu NH_4^+ se okyseluje), tím se mění rozpustnost jiných sloučenin,
- kořeny ***vylučují organické látky*** (kyseliny, cukry aj.), kterými mohou ovlivnit půdní chemismus jednak přímo, jednak nepřímo přes aktivaci činnosti půdních mikroorganismů.

Efektivita využívání přijatých živin - obecná kritéria hodnocení

Efektivita využití živin (zvláště N a P) ***k růstovým procesům***

se obvykle vyjadřuje přírůstkem biomasy dané rostliny či porostu vztažené na jednotku přijatých živin za časový interval různé délky (dny, týdny, měsíce, roky).

Je nutné si uvědomit, že **za delší časový interval** (měsíce, roky) efektivita využití živin není dána jen poměrem mezi rychlostí tvorby nové biomasy a rychlostí příjmu živin, ale i současně probíhajícími ***ztrátami*** dříve přijatých živin z rostlin zpět do vnějšího prostředí. Ke ztrátám živin z rostlin dochází především ***odumíráním*** jejich orgánů (přírozenou i násilnou cestou), méně pak ***vymýváním***.

Rozdíly v efektivitě využívání živin u ekologicky odlišných skupin rostlin

- Mezi rostliny s vysokou efektivitou využití živin patří především většina **vrozeně rychle rostoucích druhů**, které využívající živiny přednostně ke stavbě nových listů (ale s kratší životností). Tato růstová „strategie“ je dlouhodobě úspěšná jen **za velké zásoby živin v půdě**, neboť je spojena se značnými ztrátami živin z rhizosféry při mikrobiálním rozkladu odumřelých orgánů.
- Vysokou efektivitu využití živin však mohou mít i některé **vrozeně pomalu rostoucí druhy**, jejichž orgány mají velmi dlouhou životnost a také schopnost translokace většiny živin před odumřením do mladých částí. Tato růstová strategie se nejčastěji uplatňuje **za malého obsahu živin v půdě** a v delším časovém horizontu.

Hlavní směry aklimačních reakcí rostlin k nedostatku živin v půdě

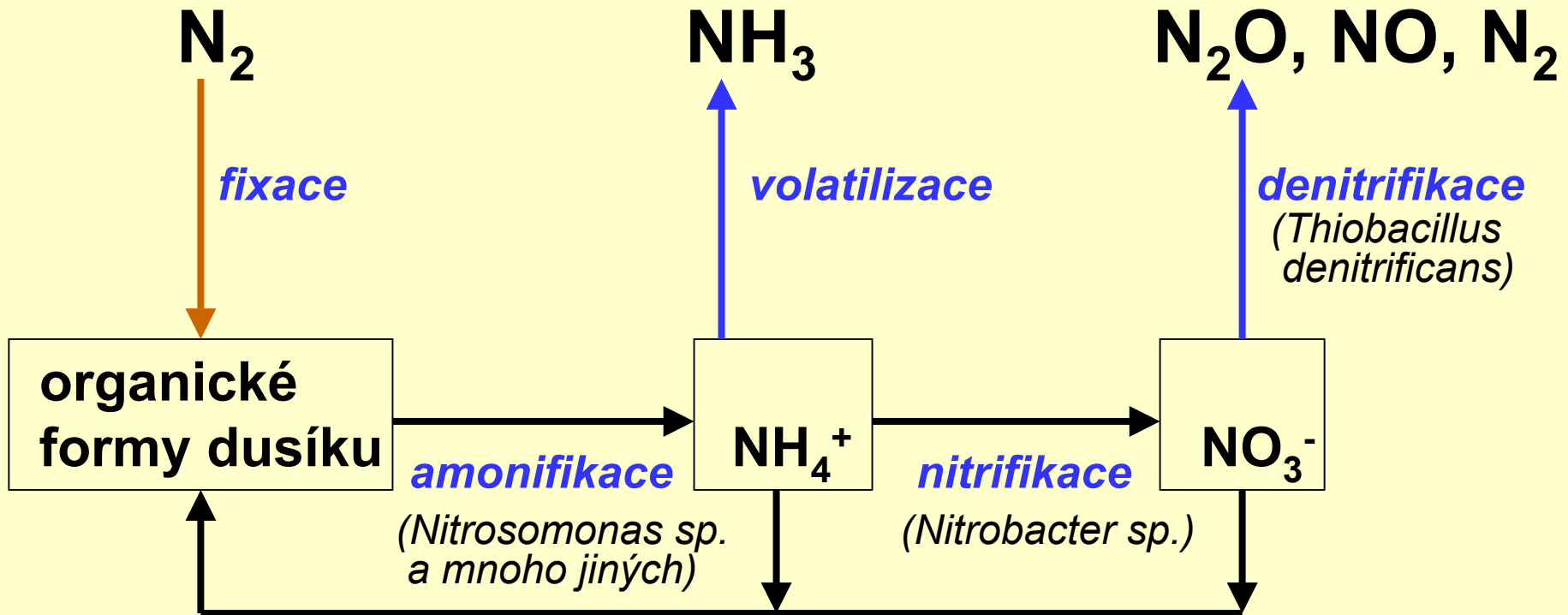
- **zvýšení sorpčního povrchu kořenů** a hustoty prokořenění půdy (vysoká alokace biomasy do kořenů, tvorba tenkých kořenů, vysoký stupeň mykorrhizní symbiózy),
- **účinné uvolňování živin** z nerozpustných sloučenin do přijatelné formy (vyučováním organických kyselin, chelatizujících látek), nepřímo též stimulací půdních mikroorganismů (např. cukernými exudáty),

Změny ve funkčních parametrech kořenů (např. vyšší potenciální rychlost příjmu živin na jednotku sorpčního povrchu) nejsou obvykle významné pro přežívání a kompetiční úspěšnost za nedostatku živin!

Hlavní adaptační znaky druhů rostlin přežívajících na místech s trvalým nedostatkem živin

- **Jsou vrozeně pomalu rostoucí** a jen málo reagují na zvýšení obsahu živin v půdě zrychlením růstu,
- **Jsou schopny dlouho zadržovat živiny vázané v biomase** (zachovávají dlouho své orgány ve funkčním stavu),
- **Odpuzují býložravce**, jsou odolné vůči patogenům,
- Mají velmi dobře vyvinutou **mykorhizu**.

Přeměny hlavních forem dusíku v půdě (velmi zjednodušené schéma!)



příjem a asimilace kořeny rostlin a mikroorganismy (immobilizace)

Hlavní procesy řídící rychlost přeměn dusíku v půdě

- Hlavním omezujícím procesem je obvykle *přeměna polymérních sloučenin N* v půdní organické hmotě *do jednodušších, rozpustných forem* organického dusíku (aminokyseliny, nukleotidy...) pomocí exoenzymů půdní mikroflóry.
- Část rozpustných organických forem N může sice být přijímána rostlinami, ale *většina je spotřebována půdní mikroflorou (= immobilizace N)*. V případě nedostatku jiných látek bohatých na uhlík využívá mikroflora dusíkaté látky i jako zdroj C, a přebytek N (ve formě NH_4^+) se hromadí v půdě (= čistá mineralizace N). Poměr C:N v mikrobiální biomase je přibližně 10.
- Nitrifikační přeměna NH_4^+ probíhá ve dvou krocích (nejprve na nitrit a pak na nitrát) většinou pomocí autotrofních, aerobních bakterií které využívají energii z oxidace NH_4^+ a NO^- pro redukci CO_2 . *Nedostatek kyslíku vážně omezuje rychlost nitrifikace.*
- *Rychlost denitrifikace je stimulována vysokou koncentrací nitrátů a současně nedostatkem kyslíku v půdě* (denitrifikační bakterie využívají přednostně O_2 jako akceptor elektronů, pokud je přítomen!)

Biologická fixace molekulového dusíku

HLAVNÍ TYPY:

pevně symbiotická (hlízková)

- bakterie rodu *Rhizobium* (u rostlin čeledi bobovitých)
- aktinomycety rodu *Frankia* (např. u olší – *Alnus*)
- sinice rodů *Nostoc*, *Anabaena* aj. (např. u lišejníků)

volně symbiotická (asociativní – v těsné blízkosti kořenů)

bakterie (*Azotobacter*) i sinice

asymbiotická (zcela volná, i v půdách bez rostlin)



Fixující organismy mohou být jednak *heterotrofní*, ale i plně *autotrofní*, tedy současně fixující CO₂ a N₂ (např. sinice).

Symbiotická (hlízková) fixace dusíku

Vznik symbiotické asociace:

1. vylučování druhově specifických **flavonoidních látek** z kořenů hostitelské rostliny,
2. **specifické reakce vyvolané flavonoidy u vhodného druhu bakterií:**
 - chemotaxe (chemicky vyvolaný pohyb směrem ke kořenům),
 - indukce exprese skupiny **nod- genů** , což vede ke tvorbě specifických oligosacharidů typu lipochitinů, označovaných jako **nod- faktory**
3. **specifické reakce pod vlivem nod- faktorů v hostitelské rostlině :**
 - tvorba **lectinů** (= proteiny s vazebnými místy pro sacharidy) na povrchu kořenových vlásků - usnadňují vazbu a průnik bakterií do kořene,
 - tvorba specifických proteinů **nodulinů** v kořenech (jsou nutné pro tvorbu hlízek a zabezpečení fixačního procesu),
4. průnik bakterií do buněk kůry infekčním vláknem, růst hlízek,
5. tvorba **bakteroidů** (= zapouzdřených bakterií) a **leghemoglobinu** v hostitelských buňkách,
6. vlastní fixace N₂

Omezující faktory symbiotické fixace N

- ***Nedostatek záření*** (u zastíněných rostlin je fixace nízká vzhledem k nedostatečné tvorbě C - asimilátů, nutných pro energetickou podporu fixace).
- ***Poškozování živočichy*** (hlavně spásání nadzemních orgánů bohatých na N), opět fixace je pak omezena nedostatkem uhlíkatých látek.
- ***Nedostatek jiných živin*** (kromě N – zejména P, ale i Fe, S, Mo). Jejich přidavkem se rychlost fixace obvykle značně zvýší.

Tolerance rostlin k zasolení půdy:

Glykofyty - do 1% obsahu solí v půdním roztoku (= 10 g l⁻¹)

Halofyty - obvykle do 5 až 10 % (extrém 26% - *Salicornia sp.*)

Mořská voda - průměrný obsah solí 3,5%

- vodní potenciál **-2,7 MPa!**

- hlavní složky: **NaCl (78%), MgCl₂ (10%), MgSO₄(5%),
CaSO₄ (4%), KCl (2%)**

Stupeň zasolení se obvykle měří a vyjadřuje v jednotkách elektrické vodivosti, EC_e (1 Siemens = 1 Ohm⁻¹)

Dominantní solí na půdách v blízkosti moře je **NaCl**,
ve vnitrozemských zasolených půdách spíše sírany a uhličitany.

Nadbytek solí v půdě způsobuje:

- **obtížný příjem vody** (voda v zasolené půdě má velmi snížený vodní potenciál vlivem rozpuštěných látek!),
- **toxické působení nadměrného množství některých iontů v cytosolu** (zejména Na^+ a Cl^- , poruchy funkce enzymů a hydratace membrán),
- **interakce s jinými (živinovými) prvky** – např. Cl^- inhibuje příjem nitrátů, nadbytek Mg^{2+} inhibuje příjem Ca^{2+} , Na^+ vytěsňuje Ca^{2+} z buněčných stěn a membrán, atd.,
- **zhoršení fyzikálních vlastností půdy** (Na^+ způsobuje malou hydrataci půdních koloidů, což vede ke spékání půdních částic a k malému provzdušnění).

Adaptační mechanismy halofytních rostlin

- **ukládání přebytečných solí do velkých vakuol** (vodní parenchym u sukulentních halofytů, měchýřkové trichomy),
- **vylučování přijatých nadbytečných solí** – jednak kořeny zpět do půdy (efflux), jednak na povrch listů pomocí zvláštních skupin sekrečních buněk („salt glands“),
- **omezení výdeje vody transpirací** (a tím i transportu solí z kořenů do listů) dokonalejší průduchovou regulací a fixačním metabolismem C4 a CAM (jen u některých druhů).
- **vysoce selektivní příjem iontů kořeny** (např. preference příjmu K^+ před Na^+ , či Ca^+ před Mg^+),
- **tvorba a hromadění kompatibilních osmotik v cytosolu** a současně schopnost tolerovat velké snížení vodního potenciálu v buňkách (i pod -10 MPa!)
- **tvorba stresových proteinů** (dehydriny, osmotiny, aj.)
- *Nejcitlivější fází životního cyklu je klíčení a růst semenáčků!*

Zvláštnosti těžkých kovů ve vztahu k rostlinám

Významnější prvky s hustotou nad 5 g cm^{-3} (= těžké kovy):

As, Cd, Co, Cu, Cr, Fe, Hg, Mn, Mo, Ni, Pb, Sn, Zn

- část z nich jsou prvky pro rostliny nezbytné (**mikroživiny**), ovšem všechny jsou v nadbytku toxické,
- v rostlinách mají převážně katalytickou a redoxní funkci,
- v půdě i v rostlinách se mohou vyskytovat ve více formách (z hlediska valence, iontové vazby, hydratace ...),
- snadno vytvářejí chelátové vazby s řadou sloučenin v půdě i v rostlinách,
- v půdě jsou vázány v dosti pevných vazbách, ovšem vzhledem k nepatrné potřebě rostlin (v případě mikroživin) zřídka jsou rostliny omezovány jejich nedostatkem.

*Mechanismy **toxického** působení těžkých kovů na rostliny*

- **inaktivace enzymů**, a to jednak vazbou na sulfhydrylové skupiny nosných proteinů, nebo nahrazováním jiného, aktivačního mikroelementu
- **tvorba reaktivních forem kyslíku** (snadným přenosem svého elektronu na kyslík při změně oxidačního stupně),
- interakce s příjmem a využitím jiných živin,
- interakce s cestami přenosu signálů.

Hlavní mechanismy zvýšené odolnosti rostlin vůči toxickému působení těžkých kovů

- snižováním koncentrace iontů těžkých kovů v okolí kořenů např. vylučováním chelátorů (vazba do pevných komplexů), či vylučováním kyslíku (oxidace do nerozpustných forem),
- vazbou v buněčných stěnách,
- zpětným vylučováním z kořenů do půdy (efflux),
- chelatizací uvnitř buněk pomocí **fytochelatinů** a **metalothioneinů**,
- ukládáním (v neaktivní formě - cheláty, nerozpustné soli) ve vakuolách.

Hlavní adaptační mechanismy k získávání živinových těžkých kovů (při jejich nedostatku v půdě)

Největší problémy mají rostliny se získáváním **železa** na alkalických půdách, kde je vázáno (jako Fe^{3+}) v pevných vazbách. Vzácněji může dojít i k deficitu **Mn, Cu, a Mo**. Získávání urychluje:

- **Okyselování okolí kořenů** (aktivním vylučováním iontů H^+)
- **Vylučování organických kyselin** (zejména jablečné a citronové),
- **Redukce** oxidovaných forem do přijatelné formy na povrchu kořenů **pomocí membránově vázaných enzymů** (např. chelát-reduktáza). Jde např. o Fe^{3+} vázané na vyloučené org. kyseliny.
- **Vyloučení specifických chelátorů (*fyto siderofory*)**, následný příjem chelátového komplexu do buňky a vnitrobuněčná redukce. Uvnitř buněk je redukován kov opět cheletizován, a to jak pro další využití, tak pro akumulaci.

Klasifikace kyselých půd a pufovací systémy

<i>pH:</i>	<i>půdy:</i>
6,5 - 7,2	neutrální
5,5 - 6,5	mírně kyselé
4,5 - 5,5	středně kyselé
3,5 - 4,5	silně kyselé
< 3,5	velmi silně kyselé

Hlavní pufovací systémy v půdě:

6,2 - 8,6	hydratace uhličitanů: $\text{CO}_3^{2-} \Rightarrow \text{HCO}_3^- \Rightarrow \text{H}_2\text{CO}_3$
5,0 - 6,2	hydratace silikátů
4,2 - 5,0	iontové výměny na sorpčním komplexu
3,0 - 4,2	hydratace hlinitanů

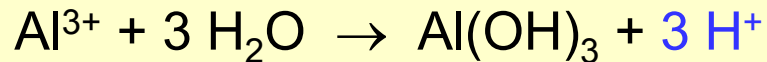
Hlavní faktory určující náchylnost půdy k acidifikaci

- **Množství uhličitánů v půdě** (při jejich dostatku pH půdy neklesá pod hodnotu 6,5 i při silném vstupu vodíkových iontů)
- **Kapacita sorpčního komplexu a jeho nasycení bázemi** (sorbované ionty Ca^{2+} a Mg^{2+} mají značný pufrovací účinek),
- **Množství srážek** (zrychlují vymývání bázických kationtů),
- **Typ vegetace a způsob obhospodařování** (určuje např. zda se bude hromadit kyselý humus, jak velké budou ztráty bázických kationtů ve sklízené biomase, jaké množství dusíkatých látek bude vnášeno hnojením, atd).

Procesy vedoucí k acidifikaci půdy

A) Vnitřní cykly:

- Uvolňování Al^{3+} iontů z půdních minerálů a jejich částečná hydratace (konverze různých forem hliníku jsou složité!!!):



- Tvorba a disociace organických kyselin ($-\text{COO}^- + \text{H}^+$)
- Nitrifikace ($\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_3^- + 4 \text{H}^+$),
- Příjem a asimilace amonných iontů rostlinami,
- Anaerobní fermentační procesy (v podmáčených půdách).

B) Vnější vlivy

- Import H^+ kyselými dešti,
- Export rostlinné biomasy.

Možné ovlivnění acidifikace půdy přeměnami dusíkatých sloučenin

organicky vázaný N v biomase(-NH₂)

↓ *amonifikace* ← 2H⁺

amonné ionty (NH₄⁺) → *vazba rostlinami* → 2H⁺

↓ *nitrifikace* → 4H⁺

nitrátové ionty (NO₃⁺) → *vazba rostlinami* ← 2H⁺

Pokud by k mineralizaci organických látek docházelo *v tomtéž místě a se stejnou rychlostí* jako současný příjem uvolněných iontů, nedocházelo by ke změnám koncentrace H⁺. Obvykle jsou ale obě skupiny procesů odděleny jak **prostorově** (humusová vrstva ↔ rhizosféra), tak i **časově** (maxima mikrobiální aktivity bývají časně na jaře a na podzim, kdy je malá příjmová aktivita rostlin).

(→ *nevratné vyplavení přebytku nitrátů s bazickými kationty do spodní vody, zůstávají H⁺*)

Negativní působení kyselých půd na rostliny

Primární vlivy:

- toxické působení vysoké koncentrace Al^{3+} a Mn^{2+} ,
- inhibiční vliv nedostatku P, Ca, Mg,
- inhibiční vliv vysoké koncentrace vodíkových iontů na funkce kořenů (zejména na transportní procesy),
- inhibiční vliv vysoké koncentrace amonných iontů.

Sekundární vlivy (v důsledku inhibice růstu a funkce kořenů):

- omezený příjem vody (\Rightarrow náchylnost k vodnímu stresu),
- omezená kapacita příjmu živin (\Rightarrow zpomalení mnoha fyziologických procesů včetně růstu, náchylnost ke stresům)
- snížená odolnost vůči patogenům.

Vysoká koncentrace rozpustných forem hliníku v kyselých půdách je hlavním omezujícím faktorem růstu rostlin na kyselých půdách

- Hliník sice patří k nejhojnějším prvkům v půdních minerálech, ovšem obvykle je vázán ve velmi nerozpustných sloučeninách. Za vyššího pH (nad 5) je proto koncentrace Al^{3+} v půdním roztoku i v sorpčním komplexu velice nízká.
- Při poklesu acidity půdy do silně kyselé oblasti (pod pH 5) obsah volných Al^{3+} iontů v půdním roztoku exponenciálně vzrůstá, stávají se také nejhojnějším iontem v sorpčním komplexu, za současného vytěsňování Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ a H^+ .
- Adaptované „acidofilní“ rostliny jsou schopny toxickému působení hliníku úspěšně čelit.

Mechanismus toxického působení iontů Al^{3+}

- blokování vazebných míst pro Ca^{2+} a Mg^{2+} v apoplastu a výrazné omezení rychlosti jejich transportu do cytoplasmy,
- rozvrat v signálních a aktivačních procesech, jejichž řízení je normálně závislé na náhlých změnách koncentrace Ca^{2+} ,
- blokování vazby Ca^{2+} do pektátů (inhibice dělení a růstu buněk).

Zřídka bývá nalezena jasná závislost mezi stupněm poškození rostlin a koncentrací Al^{3+} v půdě či v rostlinách! Poškození spíše záleží na poměru koncentrací Ca^{2+} a Al^{3+} v půdním roztoku.

Při poklesu poměru Ca^{2+}/Al^{3+} :

pod 10 - dochází k poškození jen velmi citlivých druhů,

pod 1 - poškození již dosti odolných druhů (např. smrk),

pod 0,05 - poškození i těch nejodolnějších druhů (např. acidofilní trávy).

Přídavkem Ca^{2+} a Mg^{2+} do rhizosféry lze tedy toxicitu Al^{3+} snížit!

Adaptační znaky rostlin velmi odolných k toxickému působení Al^{3+}

- chelatizace Al, Fe, Mn v okolí kořenů vylučováním aniontů organických kyselin (zvláště jablečné a citronové) kořeny,
- efektivnější příjem a využití Ca, Mg a P (zejména nedochází k blokování vápníkových kanálů!),
- selektivní vazba Al^{3+} v buněčných stěnách omezující jeho inhibiční vliv na příjem kationtů živin,
- dokonalejší chelatizace Al^{3+} v cytosolu (pomocí org. kyselin) a ukládání neaktivních komplexů ve vakuole,
- vyšší selektivita v příjmu forem dusíku (preference NO_3^-).

Důležité ekologické souvislosti adaptace k Al^{3+}

- **acidofilní druhy rostlin** se sice vyznačují vysokým stupněm odolnosti k toxickému působení Al^{3+} , ovšem za vyššího pH trpí často nedostatkem železa (je silně chelatizováno místo Al^{3+}),
- **kalcifilní druhy rostlin** (rostoucí na alkalických půdách) nejsou vůbec odolné k působení Al^{3+} , i když také vylučují chelatizující organické kyseliny (k získávání Fe).

Správná funkce chelátového adaptačního mechanismu je podmíněna celým komplexem pedochemických faktorů, a také přídatnými druhově specifické znaky (např. přítomnost chelátoreduktázy na povrchu kořenů).

Možnosti zmírnění negativního působení kyselých půd na rostliny vhodným obhospodařováním

- na orných půdách lze poměrně snadno zapravovat do půdního profilu hnojiva s vysokým obsahem CaCO_3 a MgCO_3 , vyloučit aplikaci amonného dusíku a pěstovat plodiny více odolné k Al^{3+} .
- u lesních ekosystémů (zejména v horských oblastech na půdách s vysokým stupněm podzolizace) je nutno postupně rušit smrkové monokultury a přejít na porosty listnatých dřevin či lesy smíšené, s rozvinutým bylinným a keřovým patrem.
- trvalým předpokladem pro omezování důsledků acidifikace půd zůstává omezování zdrojů znečištění ovzduší. To je důležité nejen pro zpomalení další acidifikace půd, ale i pro zdárný růst nově zakládaných porostů listnatých dřevin. Ty sice mají schopnost zlepšovat stav kyselých půd, ale současně jsou méně odolné vůči plynným polutantům než jehličnaté druhy.

Hlavní mechanismy poškození rostlin za nedostatku kyslíku v půdě (hypoxie, anoxie)

a) přímé:

- **energetické vyčerpání** (zastavením mitochondriálních respiračních procesů v kořenech, ale i fotosyntézy v důsledku zavření průduchů v listech vyvolané tvorbou kys. abscisové),
- **acidifikace cytoplazmy** (fermentační tvorbou kys. mléčné),
- **tvorba toxického etanolu** (náhradní fermentační cestou),
- **fytohormonální změny** (náhlé zvýšení tvorby kys. abscisové etylenu vede k zavírání průduchů, k vadnutí a žloutnutí listů), snížení tvorby cytokininů vede ke zpomalení růstu).

b) nepřímé:

- **tvorba toxických redukovaných látek v okolí kořenů** (Fe^{2+} , Mn^{2+} , sirovodík ...).

Post-anoxické poškození rostlinných buněk (po obnovení přísunu kyslíku)

- **toxickými metabolity vznikajícími při oxidaci produktů anaerobní respirace** (např. etanol \Rightarrow acetaldehyd),
- **hromaděním reaktivních forem kyslíku** (v průběhu anoxie dochází u neodolných druhů k rozkladu antioxidačních enzymů včetně superoxiddismutázy).

Hlavní adaptační mechanismy rostlin k přežívání za nedostatku kyslíku v půdě

- **transport kyslíku do kořenů z nadzemních orgánů** velmi rozsáhlým systémem intercelulár,
- **větší tolerance k toxickým produktům fermentace,**
- **vyučování etanolu z kořenů,**
- **metabolické adaptace i aklimační změny**
(dokonalejší řízení rychlosti glykolýzy, snížení tvorby kyseliny mléčné a etanolu zpracováním pyruvátu na méně toxické produkty. Těmto změnám předchází indukce tvorby celé rodiny stresových proteinů nízkou koncentrací kyslíku!)
- **adaptace procesů při klíčení** v prostředí bez kyslíku
- **oxidace toxických látek v půdě** vylučováním kyslíku z kořenů do rhizosféry,

Působení přízemního ozónu na rostliny

- Ozón proniká průduchy do listů, kde ve vlhkých buněčných stěnách se rozkládá za vzniku superoxidu a peroxidu vodíku,
- Peroxid vodíku snadno proniká do dalších částí buňky, kde může jednak působit oxidativní poškození, ale také (jako signální molekula) aktivovat antioxidační obranu.
- K oxidačnímu poškození dochází hlavně v membránách (peroxidace mastných kyselin \Rightarrow porušení integrity membrán), ale i u proteinů (oxidace sulfhydrylových skupin ztráta aktivity enzymů, např. *Rubisco* \Rightarrow inhibice fotosyntézy),
- indukce hypersensitivní reakce \Rightarrow tvorba nektróz
- indukce zvýšené tvorby etylénu, což vede dále jednak k tvorbě ochranných stresových proteinů a polyaminů, ale při delším působení i ke zrychlenému stárnutí a odumírání.

Hlavní znaky rostlin odolných k působení zvýšené koncentrace ozónu

- trvale ***vysoká hladina antioxidantních enzymů a substrátů*** (konstituční znak) a rychlá indukce další jejich tvorby,
- ***menší tvorba etylénu*** při působení ozónu,
- rychlejší odstraňování a ***reparace poškozených lipidů*** v membránách (indukcí syntézy potřebných enzymů, např. *glutathion-S-transferázy*).

Aklimační změny v rostlinách po dlouhodobém působení zvýšené koncentrace CO₂

- Snížení obsahu karboxylačního enzymu RUBISCO, a tím i rychlosti fotosyntézy ve srovnání s kontrolními rostlinami v normální konc. CO₂ („*downregulation of photosynthesis*“),
- Snížení obsahu dusíku na jednotku listové plochy,
- Snížení plošné hustoty průduchů a difusní vodivosti průduchů

Aklimační reakce nejsou spouštěny přímo vnímáním zvýšené koncentrace CO₂, ale vnímáním zvýšené koncentrace cukrů (hexos) v buňkách listů.

Celý mechanismus tohoto vnímání (včetně přenosu signálu a změn aktivity regulovaných genů) byl objeven díky masivnímu výzkumu vlivu zvýšené koncentrace CO₂ na rostliny!

Hlavní typy biotických vztahů

- **mutualistické vztahy** (prospěšné či neutrální), např.:
 - asociace rostlin s bakteriemi fixujícími dusík,
 - asociace rostlin s houbami (mykorrhiza),
 - usnadňování (*facilitace*) klíčení a růstu semenáčků (mikroklima, živiny v opadu), opylování, šíření semen, atd.
- **parazitismus, patogeneze, herbivorie** (poškozování rostlin v přímém kontaktu s jinými rostlinami, mikroorganismy a živočichy),
- **allelopatie** (nepřímé poškozování sekundárními metabolity)
- **kompetice** (nepřímé poškozování odebráním společných zdrojů, tj. vody, živin a radiační energie).

Mykorrhiza je zcela obecným jevem v přírodě!

Naprostá většina druhů cévnatých rostlin (~90%) vytváří specifické mykorrhizní asociace.

Mykorrhizní asociace nevytvářejí:

rostliny z čeledí *Brassicaceae*, *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Urticaceae*, *Proteaceae* a některé další.

Ty tedy nutně musí mít:

- účinné mechanismy pro zabránění kolonizace mykorrhizními houbami (protiinfekční chemická ochrana),
- účinné mechanismy pro získávání nedostatkových živin, zejména fosforu (silná exudace organických kyselin, svazčité kořeny („cluster roots“).
- nebo se jedná o rostliny ruderální, rostoucí na místech s dostatkem živin.

Předkové nemykorrhizních rostlin však mykorrhizu měli, neboť se vyskytuje u všech evolučně starších taxonomických skupin !

Hlavní typy mykorhizních asociací

Endomykorhiza arbuskulárního typu (u většiny bylin, výjimečně i u některých druhů stromů, např. rodů *Salix*, *Populus*, *Eucalyptus*). Houby z oddělení *Glomeromycota*, (hlavní rody *Glomus* a *Gigaspora*), jejich růst bez hostitelské rostliny není možný.

Ektomykorhiza (u většiny druhů stromů, výjimečně u některých jednoděložných a kapradin). Na této mykorhize se podílí asi 5000 druhů hub, hlavně z oddělení *Basidiomycota* a *Ascomycota*, které ovšem mohou růst i bez vazby na rostliny (saprofytický).

Orchideoidní mykorhiza u terestrických druhů orchidejí, houby z oddělení *Basidiomycota* (hlavně rod *Rhizoctonia*).

Erikoidní mykorhiza u rostlin čeledi vřesovcovitých (*Ericaceae*), houby z oddělení *Ascomycota*.

Některé stromy (např. olše, topol, vrba, jasan) mohou mít na kořenech dva typy mykorhiz (endo- i ekto)

Prospěšnost mykorrhizy pro rostliny

- **Nutriční výhody:** zvětšení sorpční plochy pro příjem minerálních živin (zejména fosforu a některých mikroelementů!), zrychlení toku těchto látek z půdy do kořenů i za podmínek silně omezujících transportní procesy v půdě,
- **Ochranná funkce:** kolonizace kořenů mykorrhizními houbami může významně přispívat k ochraně kořenů před infekcí patogenními organismy.
- **Spojovací funkce:** hyfy mykorrhizních hub mohou navzájem propojovat kořeny sousedících rostlin, a tím i uskutečňovat výměnu metabolitů mezi (např. podpora růstu semenáčků asimiláty z dospělců).

Rostlina ovšem „platí“ za uvedené výhody – houba odebírá 5 až 20% uhlíkatých látek vytvářených fotosyntézou. Ne vždy musí být mykorrhiza pro rostlinu prospěšná – záleží na konkrétních podmínkách!

Základní charakteristika lišejníků

Lišejníky jsou nutričně specializované houby, které získávají uhlíkaté látky (někdy i N) z fotobiontů (řas či sinic) žijících v integrované struktuře označované jako stélka.

Houba (mykobiont) má v tomto mutualistickém vztahu vždy dominantní postavení, neboť:

- je tvůrcem tvaru stélky,
- má mnohem větší biomasu než fotobiont,
- odebírá metabolity z fotobiontů (opačný tok nebyl dokázán!),
- reguluje množení fotobiontů.

Fotobiont má však hlavní úlohu v zabezpečení celé struktury *energií a uhlíkem* – jeho fyziologické procesy bývají proto studovány mnohem častěji!

Obrovská druhová rozmanitost lišejníků

Je dána především početností **lichenizovaných hub (14 000)**, 98% z nich jsou houby vřeckovýtrusné (*Ascomycetes*), 2% stopkovýtrusné (*Basidiomycetes* - převážně v tropech).

Fotobionti jsou převážně (v 90% lišejníků) **zelené řasy** (*Chlorophyta*, asi ze 40 rodů), jen u 10% lišejníků jsou **sinice**. Asi 500 druhů lišejníků je *tripartitních* (houba + řasa + sinice). Sinice mohou (ale nemusí) fixovat vzdušný dusík. Fotobionti mohou existovat v přírodě i volně, bez symbiózy.

Obecné funkční znaky stélek lišejníků

- Látková výměna s okolím (příjem a výdej vody, živin a CO₂) není regulována – **stélky jsou volně prostupné!**
- **Stélky nemají kořeny ani vodivá pletiva**, nejsou tudíž nutričně vázány na substrát (látková výměna se děje celým povrchem),
- **Nejsou vytvořena asimilační pletiva** (symbiotické řasy a sinice zůstávají ve stélkách ve formě samostatných buněk,
- **Stélky jsou výrazně poikilohydrické** – snášejí silnou dehydrataci a po ovlhčení rychle (během hodiny) obnovují veškeré funkce.

Hlavní výhody adaptační strategie lišejníků

- ***Schopnost zachovat kladnou látkovou bilanci a růst i v oblastech beze srážek*** (či se srážkami ve formě sněhu, mlhy, rosy). K aktivaci stačí i vyšší obsah vodní páry ve vzduchu.
- ***Schopnost využívat i velmi krátká období dostupnosti vody*** díky rychlému obnovení metabolické aktivity po ovlhčení.
- ***Schopnost přežít v suchém (neaktivním) stavu i velmi dlouhá období***, za kterých odolávají i extrémním teplotám a ozáření.
- ***Schopnost osídlit jakékoli substráty***, a to i bez obsahu živin.

Parazitické vztahy mezi semennými rostlinami

Parazit = *organismus žijící v těsném kontaktu s jiným organismem, z něhož získává podstatnou část živin a energie.*

4500 druhů parazitických rostlin z **270 rodů** a **18 čeledí**.

Typy parazitických rostlin:

- **holoparazité** (jsou vždy obligátní, např. zárazy, podbílek),
- **hemiparazité** (mohou být obligátní i fakultativní, mají jistou (malou) schopnost získávání zdrojů i bez hostitele, např. jmelí (*Viscum*), všivec (*Pedicularis*), světlík (*Euphrasia*).

Další dělení je možné podle orgánů hostitelské rostliny, které jsou napadány (kořeny či nadzemní části), či podle výběru hostitele (úzká či širší specializace).

Posloupnost procesů podmiňujících uchycení parazita na hostitelské rostlině

- 1) Hostitelská rostlina vylučuje ***látky selektivně stimulující klíčení semen parazita*** (strigolaktony, chinony),
- 2) Klíčící rostlina parazita stimuluje v hostitelské rostlině tvorbu ***látek indukujících tvorbu haustoria*** na kořenech parazita,
- 3) Penetrace haustoria:
 - a) tvorba ***slizových látek*** pro přichycení,
 - b) tvorba ***lytických enzymů*** rozkládajících buněčnou stěnu,
 - c) vrůstání haustoria díky vysokému turgoru jeho buněk.
- 4) ***Propojení vodivých pletiv haustoria a hostitele***: Holoparazité se napojují obvykle jen na floém, hemiparazité jen na xylém.

Hlavní skupiny fytopatogenních mikroorganismů

houby: nejpočetnější skupina (asi **8000 druhů** z celkového počtu asi 50 000) a také nejagresivnější (schopnost pronikat i do neporušených pletiv) s širokým spektrem penetračních a nutričních mechanismů,

- viry asi **500 druhů** obligátních endoparazitů, pronikají jen do poraněných orgánů, ovšem mohou být v rostlině transportovány cévními svazky a plasmodesmaty.
- baktérie asi **200 druhů** z celkového počtu asi 6000, obvykle pronikají jen do poraněných orgánů (ne však vždy), možnost šíření cévními svazky je velmi malá.

Strukturní obranné mechanismy proti patogenům

Preinfekční (trvale přítomné):

- **odolná krycí pletiva** (kutikula, lignifikované buněčné stěny),
- **nesmáčivý povrch listů** (omezuje klíčení spór v kapkách vody),

Postinfekční (indukované):

- **další lignifikace** buněčných stěn,
- **tvorba papil** v místech průniku houbových hyf,
- **nekrotizace** infikovaných buněk hypersensitivní reakcí,
- **rediferenciace pletiv** (tvorba oddělovací korkové vrstvy),
- **ucpávání cév** vchlípeninami (*thyly*) s fenolickými látkami,

Chemické obranné mechanismy proti patogenům

Preinfekční (trvale přítomné):

- **antimikrobiální sekundární metabolity** (např. fenolické látky, sirné glykosidy, kyanogenní glykosidy, saponiny, alkaloidy, aj.),
- **preformované lýtické enzymy** (např. proteázy, chitináza ...)

Postinfekční (indukované), zejména se rychle tvoří:

- **fytoalexiny** (chemicky velmi rozmanité látky, např. terpenoidy, flavonoidy, polyacetylény, účinné zejména proti houbám),
- **stresové proteiny** specifické pro patogenezí,
- **peroxid vodíku** (oxidační činidlo při zpevnování buněčných stěn, ale i signální molekula genové exprese),
- **systemově působící látky** zvyšující odolnost celé rostliny vůči patogenům (např. kyselina salicylová).

Nejpočetnější skupiny živočišných škůdců rostlin:

- býložraví (herbivorní) obratlovci, zejména savci,
- mnoho skupin bezobratlých, zejména hmyz.

Hlavní způsoby poškozování rostlin živočichy:

- konzumace metabolitů (hlavně sáním floémové šťávy),
- konzumace celých pletiv (hlavně listů),
- růstové deformace (např. tvorba hálek, svinování listů ...).

Poraněné orgány rostlin činností živočichů bývají snadno infikovány patogenními mikroorganismy, což podstatně zvyšuje výsledný negativní efekt!

Hlavní typy ochranných adaptací rostlin před živočišnými škůdci:

- **Strukturní fyzikální zábrany** (silná krycí pletiva, trny, ostny...)
- **Strukturní chemické zábrany:** nutričně špatné složení biomasy (hodně nestravitelných látek - celulózy, ligninu, málo N látek),
- **Ochranné sekundární metabolity** - jedovaté či nechutné, např. z početných skupin alkaloidů, terpenů a fenolů,
- **Schopnost rychlé regenerace** po poškození – stálá zásoba rezerv. látek, chráněné a stále aktivní meristémy (u trav).

Allelopatie = negativní působení rostlin na sousední rostliny pomocí chemických látek vylučovaných do prostředí

Hlavní typy vylučovaných látek:

Terpeny, fenoly, kumariny, flavonoidy, alkaloidy.

Způsoby vylučování:

- ve formě kapalné nebo plynné,
- z kořenů nebo z nadzemních částí.

Mechanismus působení:

- inhibice klíčení,
- inhibice dělení a dlouhivého růstu buněk,
- inhibice transportních a metabolických procesů.

Rostliny mohou vylučovat také chemické látky, které působí na sousední rostliny příznivě (stimulačně). Takové působení však nezahrnujeme mezi allelopatii!

Kompetice = negativní působení rostlin na sousední rostliny spojené s odebíráním nedostatkových zdrojů (živin, vody, záření)

Typy kompetice:

Vnitrodruhová - mezidruhová,

Exploatační - negativní vliv je způsoben jen odebíráním zdroje,

Interferenční - kromě odebírání společného zdroje spolupůsobí i mechanismy kterými jeden partner druhému ztěžuje přístup ke zdroji či snižuje jeho schopnosti zdroj využívat.

Významnost kompetice:

Zásadním způsobem ovlivňuje strukturu rostlinných společenstev (druhové složení, hustotu porostu, biomasu ...) a sukcesní změny ve společenstvech.

Proč je výzkum kompetice komplikovaný?

- **všechny rostliny jsou potenciálními kompetitory** (stále potřebují zdroje, které nedostačují plně pokrývat jejich potřebu),
- různé druhy mohou mít **odlišnou schopnost tolerovat či kompenzovat nedostatek** určitého zdroje,
- **kompetice často probíhá současně ve rhizosféře a fylosféře**, kde má různé mechanismy a jejich vazby jsou těžko oddělitelné,
- kompetiční procesy zdaleka **nemají jen fyziologický základ**,
- charakteristiky kompetičně úspěšných rostlin **nemají obecnou platnost** – záleží na typu prostředí, ve kterém kompetice probíhá a někdy i na ontogenetickém stádiu daného druhu.

Experimentální přístupy k posuzování kompetičních schopností různých druhů rostlin

Hlavní typy pokusů (vždy jen pro dva druhy!):

Nahrazovací (je zachována stejná celková hustota i ve směsi)

Aditivní (je zachována stejná hustota pro každý druh, tedy ve směsi je dvojnásobná)

Bivariantní -faktoriální

Koncentrické

Pokusy pro vícedruhové kompetice jsou velice obtížné - jako schůdnější se zatím jeví numerické řešení pomocí Tilmanova modelu.

Teoretické přístupy k posuzování kompetice

Teorie růstových strategií (C-S-R, autor J.P.Grime)

Na rostliny ve společenstvech působí tři hlavní selekční tlaky:

- abiotické **stresové faktory** (hlavně malá dostupnost zdrojů - živin, vody)
- **kompetice** mezi sousedícími rostlinami,
- faktory působící **opakované narušování** (prostředí i vegetace)

Tam, kde převládá jeden z uvedených tlaků, dominuje vždy určitý typ rostlin nejlépe tolerující tento tlak (**stres-tolerátoři, kompetitoři, ruderálové**).

Kompetice je největší za dostatku zdrojů.

Kompetičně úspěšné rostliny jsou ty, které dokážou **nejrychleji růst za velké dostupnosti společných zdrojů**.

Teorie rozdílné tolerance nedostatku zdrojů (D. Tilman)

Činností rostlin dochází postupně k poklesu zásoby společných zdrojů. Jednotlivé druhy se liší ve schopnosti tolerovat nedostatek určitého zdroje.

Kompetičně úspěšné druhy jsou ty, které dokážou nejdéle **přežít za postupného poklesu dostupnosti zdrojů**.